ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 90

7

ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

УДК 582.635.12

© Р. В. Камелин

ГЕОГРАФИЯ И ФИТОЦЕНОЛОГИЯ *ULMUS MACROCARPA* (*ULMACEAE*)

R. V. KAMELIN. THE GEOGRAPHY AND THE PHYTOCOENOLOGY OF *ULMUS MACROCARPA* (*ULMACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.12.2004

Впервые анализируется ареал крупноплодного ильма — *Ulmus macrocarpa* — и на базе описаний из Восточной Монголии дается характеристика сообществ с господством этого вида. Описано 11 ассоциаций. Флористический состав их сравнивается с сообществами сибирского абрикоса *Armeniaca sibirica* и лжеминдаля *Prunus pedunculata*. Обсуждаются вопросы истории растительного покрова Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции и особенно ценозов мезоксерофильных деревьев и кустарников, ныне представленных в этом регионе.

Ключевые слова: география растений, фитоценология, *Ulmus macrocarpa*, Дауро-Монголо-Маньчжурская провинция, история растительного покрова.

В низкогорьях Восточной Монголии во вторую половину лета и осенью на склонах, где господствуют сообщества сибирского абрикоса *Armeniaca sibirica* (L.) Lam., хорошо выделяются темно-зеленые рощицы низких деревьев *Ulmus macrocarpa* Hance. Сообщества этого вяза (а точнее ильма) никогда не описывались ни в Монголии, ни в России или в Китае, где этот вид встречается. В лучшем случае в литературе можно найти указания на то, что крупноплодный ильм встречается в сообществах, образуемых другими древесными породами или в смешанных кустарниковых сообществах. Правда, Г. А. Пешкова (1985) упоминает о крупноплодно-ильмовых зарослях в горной лесостепи Даурии, но не описывает их. Для разреженных дубрав Приханкайского р-на российского Дальнего Востока этот вид указывает Г. Э. Куренцова (1962), некоторые указания на участие этого вида в сообществах сибирского абрикоса и других низких деревьев и кустарников можно найти у китайских геоботаников, работавших во Внутренней Монголии. В работе по сообществам сибирского абрикоса этот вид указывается нами для 52 из 88 сообществ, анализировавшихся по материалам из Монголии (Камелин, 1994). Однако сообществ, в которых *Ulmus macrocarpa* доминирует, нам пришлось описать немного, и именно они и анализируются в данной работе.

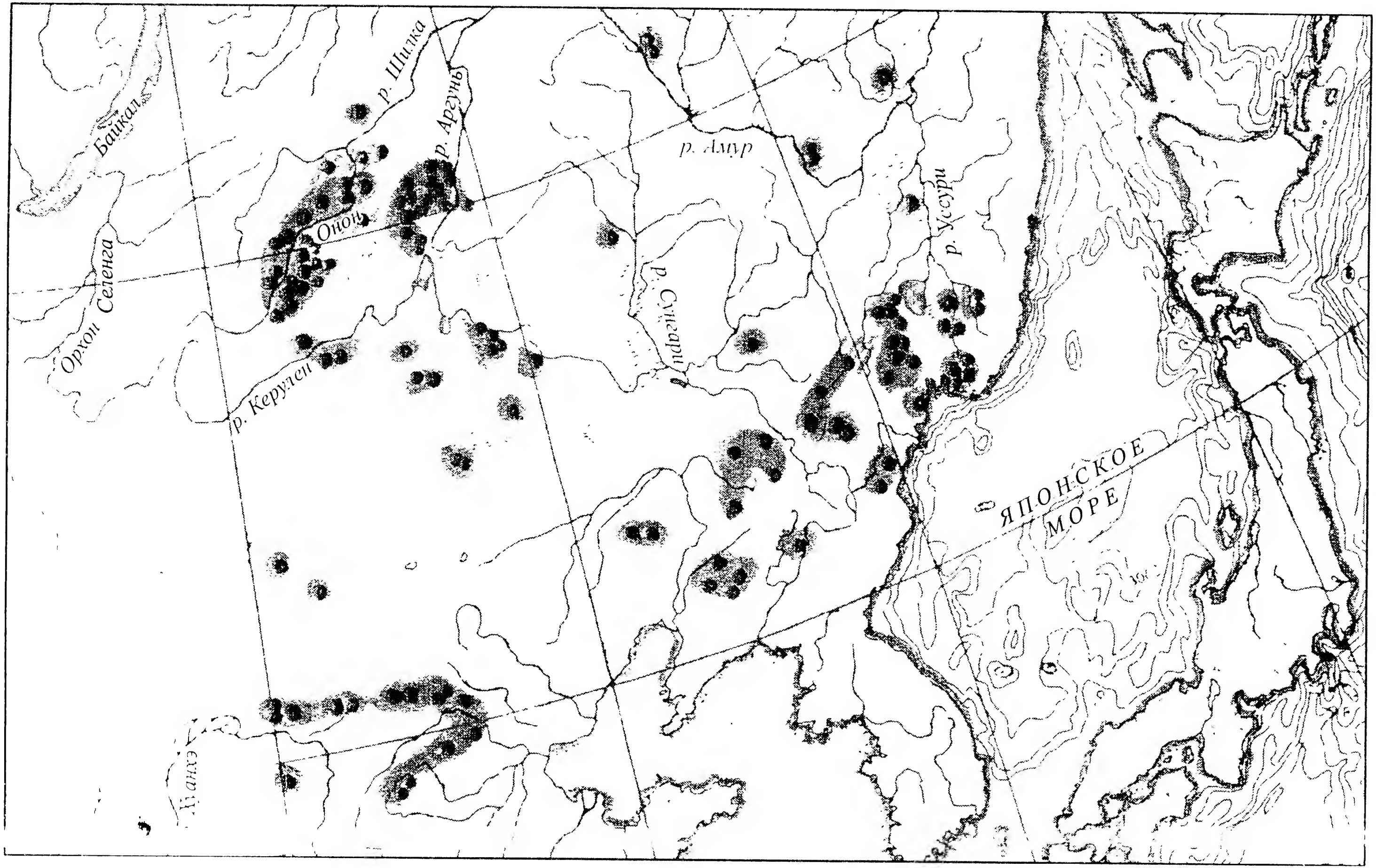
Крупноплодный ильм *Ulmus macrocarpa* Hance был описан из Китая, из ближайших окрестностей г. Пекина. Это низкое дерево, в условиях Монголии от 2.5 до 5.5—6 м выс., чаще многоствольное, причем старые стволы, которые довелось наблюдать, достигали лишь 15—25 см в диам. Кора на старых стволах сильно трещиноватая, темно-серая. Однолетние побеги оливково-серые или буроватые, более старые веточки и ветви с пробковыми наростами, обычно располагающимися супротивно друг другу. Зрелые листья в кроне исключительно жесткие, грубо опушенные с обеих сторон, но снизу, в основном по жилкам, на относительно коротких черешках, с пластинками от овальных до эллиптических, в основании с нерезко неравными лопастями, а на верхушке с относительно небольшим, но хорошо обособленным (хвостовидным) заострением. Жилки на листьях в числе (8) 10—15 пар, почти от середины (а ближе к верхушке листа и на более высоком уровне) вильчато-разветвленные. Зубчики по краю листа относительно широкие, чаще удвоенные. Цветоносные побеги обычно заканчиваются листовой почкой, из которой развивается обычно лишь 1 лист, ниже которого сидят немногочисленные и немногоцветковые (от 3 до 5, редко 7 цветков) пучки цветков. Околоцветник с короткой трубкой, широко колокольчатый и обычно более чем с 5 (до 8—9) лопастями. Тычинок чаще 6—8. Крупные плоды эллиптические или обратно-яйцевидные крылатки, 2.5—3.5 см дл., с расположенным посредине орешком, по всей поверхности опушены, причем над орешком более длинными железистыми волосками.

Подобным образом этот вид ильма выглядит лишь в условиях относительно продолжительного роста основных скелетных осей кроны, в других случаях (при частых порубках, пожарах, при потраве козами) деревья, за исключением основания стволов, сильно ветвятся, развивая множество переплетенных тонких одно- и двулетних побегов сильного роста с уменьшенными листьями, редко расставленными по побегам, и, естественно, цветут далеко не ежегодно. В литературе встречаются указания на возможность роста этого вида в форме крупного дерева (до 16—20 м). Однако, как мне пришлось убедиться по гербарным образцам, это могут быть и неточные определения. В Монголии же подобных форм мне наблюдать не доводилось.

Китайский монограф рода *Ulmus* Cheng относит *U. macrocarpa* к секции *Trichocarpa* Cheng, куда он причисляет ряд восточно-азиатских видов: юго-западно-китайские *U. changii* Cheng, *U. kunmingensis* Cheng, *U. gaussenii* Cheng, гималайский *U. wallichiana* Planch. *Ulmus macrocarpa*, таким образом, является самым северным видом этой группы. Однако в Северо-Восточном Китае есть и еще один вид, имеющий отношение к *U. macrocarpa*, — это *U. lamellosa* T. Wang et S. L. Chang, принадлежность которого к секции *Trichocarpa* не ясна, а российский монограф рода И. А. Грудзинская (1989) указывает и на то, что *U. macrocarpa*, возможно, был и одним из родителей эндемичного северо-центрально-китайского вида *U. glaucescens* Franch. (var. *lasiocarpa* Rehd. известна с гор Алашани). Все это приходится учитывать при характеристике ареала *U. macrocarpa*. Составленная мною картосхема ареала дает представление о распространении этого вида, однако для полноты явно не хватает материалов из китайских гербариев.

В целом ареал *U. macrocarpa* можно определить как дауро-монголо-маньчжурско-северо-китайский (см. рисунок), но, совершенно определенно, дизъюнктивный. Дизъюнкции эти, однако, являются как результатом природных процессов, преимущественно связанных с изменениями среды обитания вида в плейстоцене—голоцене, так и результатом антропогенных изменений среды обитания, связанных с хозяйственной деятельностью человека.

В отличие от ареалов сибирского абрикоса и лжеминдаля черешчатого ареал *U. macrocarpa* на северо-западных рубежах почти полностью ограничивается Ононской Даурией (в том числе на территории Монголии), а также низкогорными хребтами Аргунской Даурии, причем, возможно, он более обширен в Трехречье Китайской Даурии, чем это представлено на моей схеме. Севернее р. Шилки этот вид достоверно известен только из междуречья рек Нерчи и Куэнги. Южнее даурского контура находятся небольшие дизъюнктивные фрагменты ареала в мелкосопочниках среднего течения рек Керулена, Матада и давнего заповедного района южнее



Картосхема: ареал *Ulmus macrocarpa* Hance.

Эрдэне-цагана на границах Монголии и Китая, а несколько восточнее — в долине левого истока р. Халхин-гол — Нумрэгийн-гола. Еще южнее он известен с западного макросклона Большого Хингана, в том числе в бассейне р. Силин-хэ (в районе, хорошо изученном благодаря работам ботаников Внутренней Монголии — из Университета Внутренней Монголии в Хух-хото, в частности, видного геоботаника Юнь-Шипена, Института лесоводства Внутренней Монголии и Станции по изучению степных экосистем Внутренней Монголии Академии наук Китая). В этом районе Хингана *U. macrocarpa* собирался и на восточном макросклоне этой горной системы (в верховьях р. Таоэр-хэ). Однако на большей части Хингана севернее этого района *U. macrocarpa* неизвестен. Крайне редко собирался этот вид и в Центральной части Маньчжурии (в большей части бассейна р. Сунгари). Южнее находятся 2 крупных фрагмента ареала крупноплодного ильма. Один из них связан с горными хребтами Иньшань, Дациншань, севернее петли р. Хуанхэ, Дамагуншань, Ян-шань и Сяо-Утайшань, севернее и западнее г. Пекина. Второй связан с низкогорьями Южной Маньчжурии от бассейна р. Ляо-хэ и верховий р. Ялу-цзяна на западе до Приханкайской низменности и низких предгорий Южного Сихотэ-Алиня на востоке, включая и правобережные горы бассейна р. Тумын-гена в Корее. За пределами этих фрагментов ареала известен еще ряд местонахождений. По левобережью р. Амур это район Кумары в Амурской обл., район отрогов Малого Хингана вблизи пос. Радде в Еврейской автономной области и район низких гор бассейна р. Тунгуски (Кура) севернее г. Хабаровска. Видимо, это реликтовые местонахождения. Возможна реликтовая природа и 2 собственно восточно-гобийских местонахождений южнее станции Уд (Дзамын-уд) на южной границе Монголии и в районе Сунит-суме (Сайхан-тал) во Внутренней Монголии. Однако в этом случае можно подозревать и успешную интродукцию этого вида на основной дороге из Урги (Улан-Батора) в г. Пекин. Известные ныне самые южные в пределах Центральной Азии местонахождения крупноплодного ильма — это северная часть хр. Алашань, где вид, однако, был собран в смеси с двумя другими видами вяза (что, возможно, свидетельствует о культурном происхождении этого сбора), и северо-восточная часть Ордоса, район Эдзин-хоро, где вид был собран на крутых обрывах оврагов, видимо, все же вполне в диком состоянии. Эти 2 местонахождения вместе со сборами из района Сяо-утай-шаня находятся близ 39° с. ш., в то время как самое северное местонахождение в Даурии находится близ 53° с. ш., (по прямой примерно 1400 км). Наиболее же протяженное по широте расстояние между западной и восточной точками современного распространения вида (между 109—134—135° в. д.) составляет около 1900 км. В данном случае мы можем условно говорить об общем подковообразном ареале, огибающем с северо-востока и юга собственно центрально-азиатские территории, но в отличие от ареала, скажем сибирского абрикоса, речь не может идти о каком-либо степном, даже в широком смысле слова, ареале. На юге вид, безусловно, скорее связан с горно-лесными (но ксерофильно лесными) экосистемами. Все же даурские участки ареала (западнее водоразделов по Хингану) — горно-лесостепные. Высотные рубежи распространения *Ulmus macrocarpa* в пределах Монголии более узкие, чем у сибирского абрикоса, от 930 до 1340 м над ур. м.

В отличие от других видов ильма, *U. macrocarpa* не связан с пойменными лесами (урёмой), он встречается только на склонах низкогорий и среднегорий (в том числе на коренных берегах рек). В условиях Монголии он занимает чаще всего очень специфические местообитания — закрепленные осыпи или зарастающие россыпи (курумы) в средних частях склонов южных экспозиций, реже — ближе к верхушкам склонов, еще реже — в нижних третях склонов. Крутизна склонов в этих случаях может быть различной, но каменистая и даже крупнокаменистая основа почвогрунтов обязательна. Более редко он встречается на закрепленных дюнах надувных песков (в восточной части мелкосопочника Тумен-цогт близ бригады Лхумбе и по правобережью Халхин-гола в урочище Хайластийн-ундэр = Ильмовый бугор, где и были описаны такие сообщества). Во всех случаях преобладают южные экспозиции склонов, очень редки восточные. Я полагаю, что связь сообществ крупноплодного ильма с подобными типами местообитаний свидетельствует о мощности корневых систем этого деревца (хотя я нигде не имел возможности наблюдать даже остатков ксилоподиев или вывороченных корней), а в связи с этим и предполагаю о возможности роста его в форме крупных деревьев, что тоже в Монголии не наблюдается. Свидетельствует это и о том, что *U. macrocarpa* все же, видимо, более влаголюбив, чем, скажем, абрикос, а также, вероятно, более приспособлен к возобновлению на крупнокаменистых субстратах, а смена скелетных осей у ильма идет, конечно, реже.

Сообщества, формируемые *Ulmus macrocarpa*, конечно, более соответствуют представлениям о лесных сообществах, чем абрикосники. Несмотря на то что ильм растет в форме низких деревьев, они нередко почти полностью смыкаются в кронах, хорошо затеняют почву (во второй половине лета, когда в Даурии и Прихинганье начинаются дожди, почва под ильмами даже при хорошем дренаже все же совершенно не пересыхает). Опад с ильмов обилен, хотя, возможно, и сильно разносится ветрами, поверхностные слои почвы темно-окрашенные, буро-черные. Однако каменистость грунтов позволяет в некоторых случаях существовать в ценозах ильма многим видам кустарников, а также почти всегда и абрикосу. При большем разрежении полога ильмов в их ценозах могут развиваться и некоторые степные кустарники (виды *Caragana*), а тем более травы. В то же время собственно теневых видов (омброфитов) в сообществах ильма немного. Кустарниковый ярус хорошо выражен в этих сообществах либо при сильном разрежении крон ильма, либо в случае захождения в ценозы *Spiraea flexuosa*. На песках доля кустарников и абрикоса в ценозах ильма особенно низкая. Полукустарниково-травяной ярус в более полно сомкнутых ценозах развит плохо, в разреженных — достаточно хорошо, и тогда в сложении его обычно велика роль полукустарниковых полыней *Artemisia gmelinii* Web., *A. messerschmidtiana* Bess., а также *Stipa sibirica* (L.) Lam., *Carex pediformis* C. A. Mey, крупных грубостебельных трав (*Clematis hexapetala* Pall., *Serratula komarovii* Nak., *Potentilla tanacetifolia* Willd., виды *Lespedeza* и др.), а иногда и видов купены (*Polygonatum sibiricum* Delaroche, *P. humile* Fisch.). Как это ни странно, но в ценозах ильма практически нет мхов и напочвенных лишайников.

Верных видов в сообществах *Ulmus macrocarpa* немного. Более чем в половине описаний зарегистрированы лишь 2 вида низких деревцов и кустарников — *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. и *Spiraea aquilegifolia* Pall. и 10 видов полукустарников и трав — *Artemisia gmelinii*, *Stipa sibirica* s. l., *Polygonatum sibiricum*, *Agropyron cristatum* s. l., *Stellaria dichotoma* L. (рыхлоподушечный стержнекорневой с каудексом поликарпик), *Patrinia rupestris* (Pall.) Duf., *Potentilla tanacetifolia*, *Thalictrum squarrosum* Steph., *Carex pediformis*, *Galium verum* L. Все виды, кроме *Stellaria dichotoma*, верные и для абрикосников, но и *S. dichotoma* (в общем, петрофильный) встречается в них, особенно в ценозах, где есть *U. macrocarpa*.

Всего в моем распоряжении оказалось 19 описаний ценозов с явным господством *U. macrocarpa* (табл. 1, 2).

Первоначально я попробовал классифицировать сообщества *U. macrocarpa*, разделив их по регионам, где они были описаны, и по отношению к характеристи-

ТАБЛИЦА 1

Сообщества *Ulmus macrocarpa* в Монгольской Даурии

Номер описания		1	2	4	5	6	12	13	10	11	7	8	3	14	9	Число описаний с видом (в целом/в данной серии)
Высота над ур. м., м		1340	1230	1250	1250	1250	1110	1320	1250	1150	1250	1070	1220	1120	930	
Площадь описания, м^2		300	150	300	180	200	100	100	100	150	200	150	250	200	100	
Экспозиция		Ю	Ю	ЮЮВ	ЮВ	Ю	Ю	Ю	ЮЮЗ	Ю	Ю	ЮЮВ	Ю	ЮЮЗ	Ю	
Крутизна склона, °		45—50	25—30	15—20	40	30	10—30	30	40	30	30—40	40	45—50	25	30	
Общее покрытие, %		100	95	95	75	80	85	90	60	80	80	100	100	100	80	
Полнота верхнего яруса		07	08	04	06	07	06—7	06	05	08	08	095	095	09	055	
Число видов в описании		37	46	41	24	43	48	54	18	23	20	22	20	24	70	
1	*Ulmus macrocarpa*	sp2	sp3	sp1	sp2	sp1	sp2	sp2	sp1	sp2	sp2	sp2	sp3	cop1	sp1	19/14
2	*Armeniaca sibirica*	sol	sp1	—	sol	—	sp2	sp1	sol	sp1	—	sol	sol	sol	sol	15/11
3	*Spiraea aquilegifolia*	sol	sol	sp1	sp1	—	sp1	sp1	—	sol	—	sol	sol	un	—	12/10
4	*Cotoneaster mongolica*	sp1	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	sol	—	—	—	5/3
5	*Spiraea pubescens**	sol	sol	—	—	—	—	—	sp2	sol	—	sol	sol	—	—	6/6
6	*Ribes pulchellum**	—	sol	—	—	—	sol	—	sol	sol	—	sol	sol	—	—	6/6
7	*Rhamnus parvifolia**	—	—	—	un	—	—	sol	—	—	—	sp1-2	sol	—	—	4/4
8	*Potentilla parvifolia**	—	—	sp1	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/2
9	*Spiraea flexuosa*	—	—	—	—	sp2	—	—	—	sp1	sp1	—	—	—	—	4/3
10	*Malus baccata*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	3/1
11	*Padus avium asiatica*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	2/1
12	*Prunus pedunculata**	—	—	—	—	—	sp1	sp1	—	—	—	—	—	—	—	2/2
13	*Grossularia acicularis**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	1/1
14	*Caragana microphylla**	—	—	—	—	—	sp3gr	—	—	—	—	—	—	sol	—	2/2
15	*C. stenophylla**	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
16	*Rhamnus erythroxylon**	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	1/1
	Полукустарники и травы															
1	*Artemisia gmelinii*	sp3	sp3	sp2	sp2	sol	sp3	sp1	sp2	sp1	sol	sp1	sol	sol	—	14/13
2	*Stipa sibirica* s. l.	sp1	sp2	sp3	sp1	sol	sp2	sp1	—	—	—	un	sol	—	sol	12/10
3	*Polygonatum sibiricum*	sol	sp1	—	—	—	sol	—	sol	sol	—	—	sol	sol	—	12/7

4	*Agropyron cristatum*	sol	sol	sp2	sp2	—	sp1	sol	—	—	—	—	—	sp1	—	11/7
5	*Stellaria dichotoma*	sp1	sp1	sp1	—	sp1	—	sol	—	sol	sp1	sol	sp1	sol	—	12/10
6	*Patrinia rupestris*	sp2	sp1	sp1	sol	sol	sol	—	sol	—	—	sol	—	—	—	10/8
7	*Potentilla tanacetifolia*	sp1	sp1	sp2	sp1	sol	sol	sol	—	—	—	sol	—	—	—	10/8
8	*Thalictrum squarrosum*	sp1	sp2	—	—	—	sp2	sol	sol	sp1	sp1	—	—	—	—	10/7
9	*Carex pediformis*	sp3	—	cop1	sp3	sp1	sp3	sp2	—	—	—	sp1	—	—	—	10/7
10	*Galium verum*	—	—	sol	sp1	sol	sp2	sol	—	—	sol	sol	—	—	sol	10/8
11	*Artemisia dracunculus*	sp1	sol	—	—	—	sp1	sol	—	—	—	—	—	sol	sp1	9/6
12	*Asparagus dahuricus*	—	sol	sp1	un	—	sol	—	sol	—	—	—	sol	sol	sol	9/8
13	*Lespedeza juncea*	sp1	—	sp1	sp1	sol	sp1	sp1	—	un	—	—	—	—	—	8/7
14	*Polygonatum humile*	sp2	sol	—	—	sp3	—	—	sol	—	—	sp1	—	—	—	8/5
15	*Adenophora gmelinii*	sol	sol	—	—	—	sol	—	sol	—	—	sol	—	—	—	8/5
16	*Artemisia macilenta*	sol	sol	sol	—	sol	—	sol	—	—	—	—	—	—	sp1	8/6
17	*Bupleurum scorzonerifolium*	sol	sol	sol	—	sol	sol	sol	—	—	—	—	—	sol	—	8/7
18	*Clematis hexapetala*	—	sp1	sol	—	—	—	—	sp1	—	sp1	un	—	—	sol	8/6
19	*Lespedeza dahurica*	sp1	—	sp2	sp1	—	—	sol	—	—	—	—	—	sol	—	7/5
20	*Rhaponticum uniflorum*	sol	—	sol	—	sol	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	7/4
21	*Serratula komarovii*	—	sol	sp1	—	sol	sol	sol	—	—	—	—	—	—	sol	7/6
22	*Schizonepeta multifida**	sp2	sol	sol	sol	sol	sp1	sol	—	—	—	—	—	—	—	7/7
23	*Vicia amoena*	sp1	sol	—	—	sp2	—	sol	sol	—	sp1	—	—	—	—	7/6
24	*Poa botryoides*	sol	sol	—	—	sol	sol	sp1	—	—	—	—	—	—	—	7/5
25	*Scutellaria ikonnikovii**	sol	sp2	—	—	—	—	—	sol	sp2	sp1	—	sol	sol	—	7/7
26	*Sedum aizoon*	—	sp1	sol	—	sol	sol	sol	—	—	—	—	—	—	—	7/5
27	*Artemisia capillaris**	—	sp1	sol	—	—	sp1	sol	—	sol	—	—	sol	sol	—	7/7
28	*A. frigida*	—	—	sol	un	—	sol	sol	—	—	—	—	—	sol	sol	7/6
29	*Lilium pumilum*	—	—	un	sol	sol	sol	sol	—	—	—	—	—	—	—	7/5
30	*Chamaerhodos erecta*	—	sp1	sol	sp1	—	sp1	—	—	—	—	—	—	sol	—	6/5
31	*Calamagrostis epigeios* s. l.	—	—	—	sol	sp1	—	sol	sol	—	—	—	—	sp1	—	7/5
32	*Carex korshinskyi*	sp2	sp3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	sp3	—	5/4
33	*Spodiopogon sibiricus*	sp1	—	—	—	sol	—	sol	—	—	—	—	—	sp1	—	5/4
34	*Elytrigia gmelinii**	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	sp1	—	—	—	—	2/2
35	*Allium senescens*	sol	—	—	—	sol	sp1	sol	—	—	—	—	—	—	—	5/4
36	*Melandrium brachypetalum*	sol	—	sol	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	4/3
37	*Scorzonera albicaulis**	sol	sol	sol	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4/4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

	Номер описания	1	2	4	5	6	12	13	10	11	7	8	3	14	9	Число описаний с видом (в целом/в данной серии)
	Высота над ур. м., м	1340	1230	1250	1250	1250	1110	1320	1250	1150	1250	1070	1220	1120	930	
	Площадь описания, м^2	300	150	300	180	200	100	100	100	150	200	150	250	200	100	
	Экспозиция	Ю	Ю	ЮЮВ	ЮВ	Ю	Ю	Ю	ЮЮЗ	Ю	Ю	ЮЮВ	Ю	ЮЮЗ	Ю	
	Крутизна склона, °	45—50	25—30	15—20	40	30	10—30	30	40	30	30—40	40	45—50	25	30	
	Общее покрытие, %	100	95	95	75	80	85	90	60	80	80	100	100	100	80	
	Полнота верхнего яруса	07	08	04	06	07	06—7	06	05	08	08	095	095	09	055	
	Число видов в описании	37	46	41	24	43	48	54	18	23	20	22	20	24	70	
38	*Youngia tenuifolia**	sol	—	—	—	sol	sol	sol	—	—	—	—	—	—	—	4/4
39	*Koeleria mukdenensis*	sp1	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3/2
40	*Polygala tenuifolia*	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/1
41	*Pycnostelma paniculatum**	un	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
42	*Dontostemon integrifolius**	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
43	*Allium splendens**	—	sp1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
44	*Linaria melampyroides*	—	sp1	—	sol	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	sol	5/4
45	*Astragalus melilotoides**	—	sol	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/2
46	*Artemisia aurata**	—	sol	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	2/2
47	*Aster altaicus*	—	sol	—	—	sol	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	4/3
48	*Rubia cordifolia*	—	sp2	—	—	—	sol	—	—	sp1	—	sol	sp1	—	—	6/5
49	*Leonurus sibiricus**	—	sol	—	—	—	—	—	—	sol	—	sol	sol	—	—	4/4
50	*Saussurea salicifolia**	—	sol	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	2/2
51	*Aquilegia viridiflora**	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	2/2
52	*Kochia prostrata**	—	sol	sp1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/2
53	*Melica virgata*	—	sp2	—	—	—	sp1	—	—	—	—	—	sol	—	—	4/3
54	*Sisymbrium heteromallum*	—	sol	—	—	—	sol	—	—	sol	—	—	—	—	—	3/3
55	*Melandrium apricum**	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
56	*Allium anisopodium*	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	sol	5/3
57	*Stipa grandis*	—	—	sol	—	—	un	—	—	—	—	—	—	—	sp1	4/3
58	*Calamagrostis korotkyi**	—	—	—	—	sol	—	—	sol	—	—	—	—	—	sp1	3/3

59	*Achnatherum splendens**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	1/1
60	*Leymus chinensis**	—	—	—	—	—	un	—	—	—	—	—	—	—	sp3	2/2
61	*Thalictrum petaloideum**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	1/1
62	*Galium spurium**	—	—	—	—	—	—	—	—	sp1	sol	sol	sol	—	—	4/4
63	*Potentilla longifolia**	—	—	sol	—	—	—	sol	—	—	sol	—	un	—	—	4/4
64	*Chenopodium hybridum**	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	sol	—	—	2/2
65	*Potentilla acaulis*	—	—	sp1	—	—	—	sp1	—	—	—	—	—	—	—	3/2
66	*Allium bidentatum*	—	—	sol	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	sol	—	4/3
67	*Scutellaria baicalensis*	—	—	sp1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4/1
68	*Cymbaria dahurica**	—	—	sol	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	2/2
69	*Goniolimon speciosum**	—	—	un	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	2/2
70	*Cynoctonum purpureum**	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
71	*Leibnitzia anandria**	—	—	un	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
72	*Artemisia desertorum**	—	—	un	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
73	*Stellera chamaejasme**	—	—	un	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
74	*Hackelia deflexa*	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	3/2
75	*Artemisia freyniana*	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	4/2
76	*Sanguisorba officinalis*	—	—	—	—	sol	—	sol	—	—	sol	—	—	—	—	4/3
77	*Iris dichotoma*	—	—	—	—	un	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	4/2
78	*Filifolium sibiricum*	—	—	—	—	sp2	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	4/2
79	*Polygonum angustifolium**	—	—	—	—	sol	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	2/2
80	*Pulsatilla bungeana*	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/1
81	*Hemerocallis minor*	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2/1
82	*Viola variegata**	—	—	—	—	sol	—	—	sol	—	sol	—	—	—	—	3/3
83	*Rumex gmelinii**	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
84	*Silene jeniseensis**	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
85	*Leontopodium conglobatum**	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
86	*Papaver rubroaurantiacum**	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
87	*Thymus dahuricus**	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
88	*Orostachys fimbriata**	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
89	*Polygonum divaricatum**	—	—	—	—	—	sp1	sp1	—	un	—	—	—	sp2	—	4/4
90	*Thalictrum foetidum**	—	—	—	—	—	sp1	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
91	*Medicago ruthenica**	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
92	*Amethystea coerulea**	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

	Номер описания	1	2	4	5	6	12	13	10	11	7	8	3	14	9	Число описаний с видом (в целом/в данной серии)
	Высота над ур. м., м	1340	1230	1250	1250	1250	1110	1320	1250	1150	1250	1070	1220	1120	930	
	Площадь описания, м^2	300	150	300	180	200	100	100	100	150	200	150	250	200	100	
	Экспозиция	Ю	Ю	ЮЮВ	ЮВ	Ю	Ю	Ю	ЮЮЗ	Ю	Ю	ЮЮВ	Ю	ЮЮЗ	Ю	
	Крутизна склона, °	45—50	25—30	15—20	40	30	10—30	30	40	30	30—40	40	45—50	25	30	
	Общее покрытие, %	100	95	95	75	80	85	90	60	80	80	100	100	100	80	
	Полнота верхнего яруса	07	08	04	06	07	06—7	06	05	08	08	095	095	09	055	
	Число видов в описании	37	46	41	24	43	48	54	18	23	20	22	20	24	70	
93	*Echinops latifolius*	—	—	—	—	—	un	—	—	—	—	—	—	—	—	2/1
94	*Saposhnikovia divaricata**	—	—	—	—	—	un	—	—	—	—	—	—	sol	—	3/2
95	*Stipa baicalensis*	—	—	—	—	—	—	spl	—	—	—	—	—	—	—	2/1
96	*Scorzonera radiata**	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	sol	—	2/2
97	*Adenophora verticillata**	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	1/1
98	*Artemisia mongolica**	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	1/1
99	*Phlomoides tuberosa**	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	1/1
100	*Bromopsis inermis**	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	1/1
101	*Thalictrum simplex**	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	1/1
102	*Ixeridium gramineum*	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	2/1
103	*Elymus dahuricus**	—	—	—	—	—	—	—	sol	sol	—	—	—	—	—	2/2
104	*E. excelsus*	—	—	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	2/1
105	*Cannabis ruderalis*	—	sol	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	2/2
106	*Axyris amaranthoides*	—	sol	—	—	—	sol	sol	—	—	—	—	—	—	—	4/3
107	*Sphallerocarpus gracilis**	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1/1
108	*Chenopodium acuminatum*	—	—	—	sol	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	—	3/2
109	*Polygonum convolvulus*	—	—	—	sol	—	—	sol	—	sol	—	—	—	—	—	3/3
110	*Heteropappus biennis*	—	—	—	—	—	—	sol	—	—	—	—	—	—	—	1/1

Примечание. Здесь и в табл. 2 звездочкой (*) обозначены дифференциальные виды.

ТАБЛИЦА 2

Сообщества *Ulmus macrocarpa* в Прихинганском районе Монголии

	Номер описания	15	16	18	17	19	Число описаний с видом в данной серии	Число описаний с видом (вообще)
	Высота над ур. м., м	1250	1150	1060	1000	1000		
	Площадь, м^2	400	100	100	100	150		
	Экспозиция	Ю-ЮВ	Ю	Ю-ЮВ	ЮЗ	В		
	Крутизна склона, °	35—45	50—60	20—25	5—8	45		
	Общее покрытие, %	100	65	100	85	95		
	Полнота верхнего яруса	09	04	06	045	07		
	Число видов в описании	64	36	31	30	22		
1	*Ulmus macrocarpa*	sp3	sp2	sp2	sp1	sp2	5	19
2	*Armeniaca sibirica*	sp2	sol	—	sol	sp1	4	15
3	*Spiraea aquilegifolia*	sol	—	sp1	—	—	2	12
4	*Cotoneaster mongolica*			un	sol		2	5
5	*Spiraea flexuosa*				sp3 gr		1	4
6	*Malus baccata*				sol	sp1	2	3
7	*Padus avium*				sol		1	2
8	*Rosa dahurica**	sol	—	—	—	—	1	1
9	*Salix miyabeana**	sol	—	—	—	—	1	1
10	*S. taraikensis**	un	—	—	—	—	1	1
11	*Spiraea ussuriensis* aff*	un	—	—	—	—	1	1
12	*Securinega suffruticosa**	—	sp1	sp1	—	—	2	2
13	*Caragana cinerea**	—	—	sol	—	sol	2	2
14	*Clematis brevicaudata**	—	sol	—	—	sol	2	2
	Полукустарники и травы							
1	*Artemisia gmelinii*	sp2	—	—	—	—	1	14
2	*A. messerschmidtiana**	sol	sp2	sp2	sp1	sp3	4	4
3	*Stipa sibirica*	sp1	sol	—	—	—	2	12
4	*Polygonatum sibiricum*	sp1	sp2	sp2	sol	sol	5	12
5	*Agropyron cristatum* s. l.	sp1	sol	—	sol	sp1	4	11
6	*Stellaria dichotoma*	sol	—	—	sol	—	2	12
7	*Patrinia rupestris*	sol	sol	—	—	—	2	10
8	*Potentilla tanacetifolia*	sp1	sp1	—	—	—	2	10
9	*Thalictrum squarrosum*	—	sol	sol	sol	—	3	10
10	*Carex pediformis*	—	sp3	sp3	sp2	—	3	10
11	*Galium verum*	sp1	—	—	—	sol	2	10
12	*Artemisia dracunculus*	—	—	sp2	sp1	sp1	3	9
13	*Asparagus dahuricus*	—	sol	—	—	—	1	9
14	*Lespedeza juncea*	—	sp1	—	—	—	1	8
15	*Polygonatum humile*	sol	sp1	—	—	sp2	3	8
16	*Adenophora gmelinii*	sp2 gr	—	sol	—	sol	3	8
17	*Artemisia macilenta*	sp1	—	sol	—	—	2	8
18	*Bupleurum scorzonerifolium*	sp1	—	—	—	—	1	8
19	*Clematis hexapetala*	—	sol	—	sol	—	2	8
20	*Lespedeza dahurica*	sp2	—	sol	—	—	2	7
21	*Rhaponticum uniflorum*	sol	sol	sol	—	—	3	7
22	*Serratula komarovii*	—	—	sol	—	—	1	7
23	*Vicia amoena*	sp2 gr	—	—	—	—	1	7
24	*Poa botryoides*	—	sp1	—	—	sp2	2	7
25	*Sedum aizoon*	sol	sol	—	—	—	2	7

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

	Номер описания	15	16	18	17	19	Число описаний с видом в данной серии	Число описаний с видом (вообще)
	Высота над ур. м., м	1250	1150	1060	1000	1000		
	Площадь, м^2	400	100	100	100	150		
	Экспозиция	Ю-ЮВ	Ю	Ю-ЮВ	ЮЗ	В		
	Крутизна склона, °	35—45	50—60	20—25	5—8	45		
	Общее покрытие, %	100	65	100	85	95		
	Полнота верхнего яруса	09	04	06	045	07		
	Число видов в описании	64	36	31	30	22		
26	*Artemisia frigida*	—	—	sol	—	—	1	7
27	*Lilium pumilum*	sol	—	sol	—	—	2	7
28	*Chamaerhodos erecta*	—	sol	—	—	—	1	6
29	*Calamagrostis epigeios*	—	—	sp2	sp2	—	2	7
30	*Carex korshinskyi*	sp3	—	—	—	—	1	5
31	*Spodiopogon sibiricus*	sol	—	—	—	—	1	5
32	*Allium senescens*	—	—	sol	—	—	1	5
33	*Melandrium brachypetalum*	—	—	sol	—	—	1	4
34	*Koeleria mukdenensis*	sp1	—	—	—	—	1	3
35	*Polygala tenuifolia*	—	sol	—	—	—	1	2
36	*Linaria melampyroides*	sol	—	—	—	—	1	5
37	*Aster altaicus*	sp1	—	—	—	—	1	4
38	*Rubia cordifolia*	—	—	—	—	sol	1	6
39	*Melica virgata*	—	sol	—	—	—	1	4
40	*Allium anisopodium*	sol	sol	—	—	—	2	5
41	*Stipa grandis*	—	—	sp2	—	—	1	4
42	*Allium bidentatum*	sol	—	—	—	—	1	4
43	*Potentilla acaulis*	—	—	sol	—	—	1	3
44	*Scutellaria baicalensis*	sol	sol	sol	—	—	3	4
45	*Stellera chamaejasme*	—	—	sol	—	—	1	2
46	*Artemisia freyniana*	—	sol	—	sol	—	2	4
47	*Sanguisorba officinalis*	sp2	—	—	—	—	1	4
48	*Iris dichotoma*	sol	sp1	—	—	—	2	4
49	*Filifolium sibiricum*	—	sp1	sol	—	—	2	4
50	*Pulsatilla bungeana*	—	sol	—	—	—	1	2
51	*Hemerocallis minor*	sol	—	—	—	—	1	2
52	*Elymus excelsus*	sp1	—	—	—	—	1	2
53	*Echinops latifolius*	sol	—	—	—	—	1	2
54	*Saposhnikovia divaricata*	—	—	—	—	sol	1	3
55	*Stipa baicalensis*	sp1	—	—	—	—	1	2
56	*Polygonum valerii**	sp1	sol	sp1	sp2	sp2	5	5
57	*Artemisia pronutans**	sp2	sol	—	sol	—	3	3
58	*Paeonia lactiflora**	sp1	—	—	sol	sol	3	3
59	*Potentilla acervata**	sp1	—	—	sol	sol	3	3
60	*Vicia unijuga**	sol	—	—	sol	—	2	2
61	*Cleistogenes kitagawae*	sol	—	sp1	—	—	2	2
62	*Saussurea pulchella**	sol	sol	—	—	—	2	2
63	*Haplophyllum davuricum*	—	sol	sol	—	—	2	2
64	*Euphorbia fischeriana*	—	sol	sol	sol	—	3	3
65	*Poa dahurica**	—	—	—	sol	—	1	1
66	*Lamium album orientale*	—	—	—	sol	—	1	1
67	*Galium boreale**	—	—	—	sol	—	1	1

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Номер описания		15	16	18	17	19	Число описаний с видом в данной серии	Число описаний с видом (вообще)
Высота над ур. м., м		1250	1150	1060	1000	1000		
Площадь, м^2		400	100	100	100	150		
Экспозиция		Ю-ЮВ	Ю	Ю-ЮВ	ЮЗ	В		
Крутизна склона, °		35—45	50—60	20—25	5—8	45		
Общее покрытие, %		100	65	100	85	95		
Полнота верхнего яруса		09	04	06	045	07		
Число видов в описании		64	36	31	30	22		
68	*Myosotis imitata**	—	—	—	sol	—	1	1
69	*Potentilla bifurca**	—	—	—	sol	—	1	1
70	*Achillea acuminata**	—	—	—	sol	—	1	1
71	*Viola acuminata**	—	—	—	sol	—	1	1
72	*Adoxa moschatellina**	—	—	—	sol	—	1	1
73	*Cystopteris fragilis**	—	—	—	sol	—	1	1
74	*Artemisia stolonifera**	sp2 gr	—	—	—	—	1	1
75	*Dictamnus dasycarpus**	sp1	—	—	—	—	1	1
76	*Campanula cephalotes**	sol	—	—	—	—	1	1
77	*Adenophora tricuspidata*	sp1	—	—	—	—	1	1
78	*Saussurea recurvata**	sol	—	—	—	—	1	1
79	*Bromopsis pumpellianus*	sol	—	—	—	—	1	1
80	*Ligularia fischerii**	sol	—	—	—	—	1	1
81	*Cacalia hastata**	sol	—	—	—	—	1	1
82	*Geranium davuricum**	sp2 gr	—	—	—	—	1	1
83	*Potentilla pennsylvanica*	sol	—	—	—	—	1	1
84	*Medicago falcata**	sp1	—	—	—	—	1	1
85	*Picris japonica**	sol	—	—	—	—	1	1
86	*Asparagus oligoclonos**	sol	—	—	—	—	1	1
87	*Trifolium lupinaster* s. l.*	sol	—	—	—	—	1	1
88	*Artemisia medioxima**	sol	—	—	—	—	1	1
89	*Pedicularis moschata**	sol	—	—	—	—	1	1
90	*Agrostis kudoi**	sol	—	—	—	—	1	1
91	*Halenia corniculata**	sol	—	—	—	—	1	1
92	*Equisetum arvense**	sol	—	—	—	—	1	1
93	*Paraixeris serotina**	—	—	—	—	sol	1	1
94	*Lappula redowskii**	—	—	—	—	sol	1	1
95	*Androsace filiformis**	—	—	—	—	sol	1	1
96	*Descurainia sophia**	—	—	—	—	sol	1	1
97	*Ptilotrichum dahuricum*	—	sp2	—	—	—	1	1
98	*Euphorbia discolor*	—	sol	—	—	—	1	1
99	*Astragalus tenuis*	—	sol	—	—	—	1	1
100	*Setaria pachystachys*	—	sol	—	—	—	1	1
101	*Thermopsis mongolica*	—	—	un	—	—	1	1
102	*Convolvulus ammanii*	—	—	sol	—	—	1	1

кам типа местообитания — крутизне склонов, положению на склоне, степени задернованности осыпей, а также по полноте древесно-кустарникового яруса. Эти попытки оказались довольно мало продуктивными, число дифференциальных видов очень небольшим, а распределение по доминантам полукустарниково-травяного яруса совершенно неупорядоченным. Так продолжалось до тех пор. пока я не разбил основную часть сообществ из разных районов Монгольской Даурии на 2 части по богатству видов в сообществах («богатые» — с числом видов от 37 до 52 и «бедные» — с числом видов от 17 до 24, при среднем числе видов во всех сообществах 31—32). В этом случае пришлось лишь исключить сообщества из собственно Прихинганья (бассейна р. Нумрэгийн-гол), где наблюдалась большая пестрота по числу видов, анализировать их по составу дифференциальных видов (что в этом случае более легко сделать) и перенести одно из «бедных» сообществ в одну группу с «богатыми» по сходству в составе и роли доминантов в нижнем ярусе. После этой операции сообщества довольно естественно разделились на 4 вполне обособленные группы, где ясно проявились и основные различия в составе видов в целом, наборе доминантов, тенденции к их изменению в связи с сомкнутостью ценозов и т. д.

(Macrocarpa)-Ulmeta mongolo-dahurica — (Крупноплодно)-Ильмовники

I. 7 описаний (табл. 1, описания 1, 2, 4, 5, 6, 12, 13), сделанных в долине р. Онон, на хр. Эрен-даба, в том числе в долинах притока Онона р. Шусын-гол, и левых притоков р. Улдз-гол, а также в средней части бассейна р. Керулен (мелкосопочники Тумен-Цогт и Баян-обо), характеризуются более богатым видовым составом (от 37 до 54 видов, лишь в одном сообществе 24 вида). Им свойственны средняя полнота древесно-кустарникового яруса (0.6—0.8, в одном случае 0.4), господство в верхнем ярусе *Ulmus macrocarpa*, по высоте немного превышающего (до 3—3.5 м) обычно имеющийся в сообществах *Armeniaca sibirica* и другие кустарники. Видовой состав их наиболее близок к составу сообществ сибирского абрикоса, обычно развитых на тех же склонах. Сообщества 2-ярусные. Во втором — полукустарниково-травяном ярусе обязательно присутствие *Artemisia gmelinii*, *Stipa sibirica* s. l., *Potentilla tanacetifolia*, *Schizonepeta multifida*. При этом полынь Гмелина обычно играет важную роль в сообществе (доля в покрытии от 10 до 25 %, за исключением сообщества 6). Иногда исключительно обилен *Stipa sibirica* (сообщество 4 — более 10 % покрытия). Почти всегда имеются также *Carex pediformis* (кроме сообщества 2), *Agropyron cristatum*, *Lespedeza juncea*, *Patrinia rupestris*, очень обычны *Bupleurum scorzonerifolium*, *Stellaria dichotoma*, *Galium verum*, *Artemisia macilenta*, *Poa botryoides*. *Carex pediformis* всегда важна в этих сообществах (иногда доля ее в покрытии достигает 20—25 %, за исключением 6-го сообщества). Из крупнотравных видов особенно часто встречаются *Serratula komarovii* (из родства *S. centauroides*), *Lespedeza dahurica*, *Rhaponticum uniflorum*, но *Clematis hexapetala* редок. Петрофильный характер местообитаний подчеркивают *Sedum aizoon*, *Lilium pumilum*, *Youngia tenuifolia* (и уже отмеченные выше *Patrinia rupestris*, *Stellaria dichotoma*). Но при всей значительной общности в этой серии сообществ представлены разные ассоциации.

1. (M.)-Ulmetum cum Spiraea flexuosa (humile)-polygonato-mixtoherbosum — (Крупноплодно)-Ильмовник со спиреей извилистой низко-купеново-разнотравный

Наиболее резко выделяющаяся ассоциация, основанная пока на всего лишь одном описании (6), сделанном в хр. Эрэн-даба на правобережье р. Битугийн-гол, притока Онона. Своеобразие этого сообщества в первую очередь связано с характером его местообитания. Это курумная (россыпная) площадка, полузакрепленная, но неоднократно подвергавшаяся подвижкам (при относительно небольшой крутизне склона). Часть россыпи при этом перекрыта мелкоземом, часть почти лишена его. Распределение по площади ильма довольно однородное, но все же разреженное; деревца ильма многоствольные, 2.5—3 м выс., между деревьями обильные заросли *Spiraea flexuosa*, с небольшим участием мелколистной кустарниковой лапчатки *Potentilla parvifolia. Spiraea flexuosa* в этой серии описаний встречается только в этом сообществе, где в то же время нет абрикоса и других обычных для абрикосников кустарников. Общий характер сообщества поэтому ленточный. Из эдификаторных видов полукустарниково-травяного яруса *Carex pediformis* не обильна (не более 2 % в покрытии), *Artemisia gmelinii* вообще редка. Но исключительно обильна *Polygonatum humile* (не менее 10 % в покрытии, особенно вне зарослей *Spiraea flexuosa*). В то же время довольно равномерно и обильно на мелкоземистых участках растет *Filifolium sibiricum* (латки его тоже покрывают не менее 10 % площади ценоза), чередуясь с рыхлыми подушками *Stellaria dichotoma*, а кое-где с ними сочетаются высокие куртины *Calamagrostis epigeios* s. l. (*C. macrolepis* Litv.), *C. korotkyi* Litv. s. l. (*C. turczaninovii* Litv.), *Spodiopogon sibiricus*. Немало в ценозе и *Vicia amoena* Fisch. Все это придает ценозу очень необычный для ильмовников вид. Только здесь (в этой серии описаний) встречается и *Artemisia freyniana* (Pamp.) Krasch. Абсолютно дифференциальными видами ассоциации являются *Rumex gmelinii* Turcz., *Papaver rubroaurantiacum* Fedde, *Leontopodium conglobatum* (Turcz.) H.-Mazz., *Thymus dahuricus* Serg., *Orostachys fimbriata* (Turcz.) Berger, *Silene jeniseensis* Willd.

2. (M.)-Ulmetum cum Prunus pedunculata (divaricatum)-polygonoso-(gmelinii)-artemisioso-caricosum — (К.)-Ильмовник с лжеминдалем горцово-(гмелино)-полынно-осоковый

Описания 12, 13 — из мелкосопочников Баян-обо и Тумен-цогт в средней части степной долины р. Керулен. Своеобразие ценозов этой ассоциации определяется сходной позицией в ценозах ильма (высотой до 2.5—3 м), при значительной роли абрикоса сибирского, а также свойственного только этим ильмовникам *Prunus pedunculata* (почти вровень с ильмом по высоте!). В обоих сообществах есть также *Spiraea aquilegifolia*, но в Баян-обо — еще и степные низкие караганы, а в Тумен-цогте — кусты *Rhamnus erythroxylon* Pall. Вследствие этого ярус деревцов и кустарников весьма усложнен (прежде всего в вертикальном строении). Позиции основных доминантов полукустарниково-травяного яруса несколько различаются. В Баян-обо доля в покрытии *Artemisia gmelinii* и *Carex pediformis* (не менее чем по 10 % каждый) значительно больше, чем в Тумен-цогте, где особенно заметно снижение роли *A. gmelinii* (не более 5 % в покрытии). Но в Тумен-цогте почти так же, как полынь, важен в сообществе *Stipa baicalensis* Roshev., а за пределами пробной площади есть еще и *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., а не столь обильно — еще и *Calamagrostis macrolepis*. В то же время в Баян-обо попалась лишь единственная куртинка *Stipa grandis* P. Smirn., но зато важную роль играет *Melica virgata* Turcz. В обоих сообществах заметную роль выполняет также высокий *Polygonum divaricatum* L. (абсолютно дифференциальный вид), входит в число доминантов *Lespedeza juncea*. Есть здесь и *Agropyron cristatum*, *Artemisia dracunculus, A. capillaris* Thunb., *A. frigida* Willd., причем роль разных полыней в ценозах различна. Доля общих видов довольно велика (их 23), но при богатстве видового состава ценозов (48 и 54 вида!) число видов, свойственных лишь одному ценозу, еще больше. Абсолютно дифференциальны для сообщества 12 — *Thalictrum foetidum* L. (весьма обильно!), *Medicago ruthenica* (L.) Trautv., *Amethystea caerulea* L., а для сообщества 13 — *Adenophora verticillata* Fisch., *Phlomoides tuberosa* (L.) Moench, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Thalictrum simplex* L., *Ixeridium gramineum* (Fisch.) Tzvel. Их набор свидетельствует о большей доле лугостепных видов в Тумен-цогте, где есть еще и *Vicia amoena*, *Sanguisorba officinalis* L., *Potentilla longifolia* Willd. Но, с другой стороны, в 13-м описании есть и *Filifolium sibiricum*, *Iris dichotoma*, *Polygonum angustifolium*, *Lespedeza dahurica* — прерийные элементы, отсутствующие в Баян-обо. Но в Баян-обо есть *Saussurea salicifolia* (L.) DC., *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk., очень обилен *Thalictrum squarrosum*, тоже прерийные элементы. Наконец, в Тумен-цогте в ценозе есть *Potentilla acaulis* L. — очень важный вид, в ряде случаев своими латками закрывающий почву. Почти несомненно, что оба ценоза следует считать разными субассоциациями, которые, видимо, более обоснованно войдут в одну ассоциацию при расширении числа описаний.

3. (M.)-Ulmetum (gmelinii)-artemisioso-caricosum —
(К.)-Ильмовник гмелино-полынно-осоковый

Описания 1, 4, 5 — из хр. Эрэн-даба (с западного и восточного макросклона) и долины Онона представляют разные варианты единой ассоциации, наиболее характерной для этого района. Для нее типично резкое преобладание в верхнем ярусе довольно высоких деревцов *Ulmus macrocarpa* (3—3.5 м выс.), многоствольных (до 4—5 стволов диаметром обычно 10—15 см) над плохо развитыми (а то и отсутствующими) абрикосом и другими кустарниками (2—3 вида, но постоянно только *Spiraea aquilegifolia*). Но при этом полнота древесного яруса (обычно от 04 до 07) такова, что позволяет существовать в ценозе большому числу видов разной природы, причем даже на очень крутых склонах (40—50°), где осыпи и россыпи еще подвижны. В травяно-полукустарниковом ярусе в этом случае всегда заметно господствуют *Artemisia gmelinii* и *Carex pediformis*, участие которых в покрытии то примерно равное (по 10—15 %), то несколько большее у *Carex pediformis*, при этом чаще всего эти виды дополняют друг друга на разных участках. Кроме полыни Гмелина и осоки важное значение в сообществах имеют *Stipa sibirica* (всегда преимущественно в кустах), *Agropyron cristatum* (чаще с полынью или рядом), *Potentilla tanacetifolia*, *Lespedeza juncea*, *L. dahurica* (доля их может различаться). Реже в ценозе может появиться и *Carex korshinskyi* Kom. (причем в очень заметном числе особей). Виды крупного груботравья обычно менее представлены в этих ценозах. Почти здесь нет и омброфильных видов. Из более редких видов встречаются *Scorzonera albicaulis* Bunge (или *Achyroseris albicaulis* (Bunge) R. Kam. et Tagaev), *Pycnostelma paniculatum* (Bunge) K. Schumann, *Cynoctonum purpureum* (Pall.) Pobed., *Artemisia desertorum* Spreng. Описание 5 представляет очень обедненный фитоценоз, в котором отсутствуют многие виды, обычные в ильмовниках, но хорошо представлены эдификаторы — полынь Гмелина, житняк, осока стоповидная, *Lespedeza dahurica*, *L. juncea*. Обеднение здесь, скорее всего, связано с недавними подвижками россыпи, а возможно и пожаром. В то же время описание 4, где верхний ярус очень разрежен, по основным признакам сходно с описанием 1.

4. (M.)-Ulmetum (gmelinii)-artemisioso-(korshinskyi)-caricosum — (К.)-Ильмовник гмелино-полынно-коржинско-осоковый

Одно описание (2) — из долины р. Шусын-гол в районе горы Балут в верхней части склона с крупными скальными выступами на богатой мелкоземной почве с крупными камнями и многочисленными звериными тропами. Очень густой древостой ильма (до 25 деревьев на 100 м^2, высотой около 3—3.2 м, с 2—3 стволами, причем часть отмерших), со значительным участием *Armeniaca sibirica* (~13—15 кустов на 100 м^2), несколькими кустами *Ribes pulchellum* и двумя низкими видами *Spiraea* — *S. aquilegifolia* и *S. pubescens* (на камнях). При высокой полноте верхнего яруса (08) ценоз все же богат по числу видов (46). В полукустарниково-травяном ярусе обильно *Artemisia gmelinii* (до 15 % в покрытии), а вместо отсутствующего *Carex pediformis* тоже обильно *C. korshinskyi* (доля в покрытии до 5 %). Обильны также *Stipa sibirica*, *Thalictrum squarrosum*, *Melica virgata*, и что особенно важно, — *Scutellaria ikonnikovii* (вид, связанный с ильмовниками следующей группы!). Многочисленна также *Rubia cordifolia*. В то же время в этом сообществе нет видов *Lespedeza*, нет ряда видов злаков и полыни. Абсолютно дифференциальных видов в сообществе тоже мало — *Allium splendes*, *Melandrium apetalum*. Из других дифференциальных для ильмовников видов, представленных в ценозе, можно отметить общие с описанием 4 *Astragalus melilotoides* Pall., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., общие с описанием 13 *Artemisia palustris* s. l. (*A. aurata* Kom.) и с описанием 12 *Saussurea salicifolia*. Этот очень оригинальный вариант гмелино-полынно-осоковых ильмовников, возможно, чаще встречается на контактах с травяными борами из *Pinus yamazutae* Uyeki (=*P. krylovii* Serg. et Kondr., *P. sylvestris* var. *mongolica* Litv.).

II. 5 описаний (10, 11, 7, 8, 3) из того же района Монголо-Даурии, что и большинство описаний предыдущей группы, отличаются бедным видовым составом (от 18 до 23 видов). Средняя полнота верхнего яруса в них 08—095, кроме описания 10, одного из самых разреженных ильмовников. Однако ильм в описаниях этой серии, как правило, представлен более мощными экземплярами (высотой от 3.5 до 5.5 м и диаметром основных стволов до 20—25 см). Число стволов одного дерева варьирует от 2 до 4—5. Местообитания этих ильмовников, как правило, — крупнокаменистые осыпи на крутых склонах (наименее крутой склон в описании 11, где характерно ленточное распределение ильма, и отчасти в описании 7, где обнажена центральная часть — гребень россыпи). Обычно в описаниях есть абрикос — то кустовидный, то одноствольный (но не выше 2 м), *Ribes pulchellum*, реже *Spiraea aquilegifolia*, *Rhamnus parvifolia*, в 4 описаниях (кроме 7) есть *Spiraea pubescens*, в двух (11, 7) — *S. flexuosa*, в 7 — также *Grossularia acicularis* (Sm.) Spach. В описании 8 есть также единичные деревца яблони сибирской, черемухи и кусты *Cotoneaster mongolica* Pojark. Травяно-полукустарниковый ярус во всех сообществах едва развит. В нем постоянно есть лишь *Artemisia gmelinii*, еще 3 вида есть в 4 сообществах. Это — *Stellaria dichotoma* (нет в 10), *Scutellaria ikonnikovii* (нет в 8), *Galium spurium* (нет в 10). Но лишь *Artemisia gmelinii* в 10-м сообществе может считаться доминантом, и довольно обилен *Scutellaria ikonnikovii* в 11-м сообществе (но вряд ли можно считать этот вид сколько-нибудь доминирующим).

5. (M.)-Ulmetum fruticoso-ombrophytoso-mixtoherbosum — (К.)-Ильмовник кустарниково-омброфитно-разнотравный

Описания 11, 7, 8, 3 из хр. Эрэн-даба (с восточного склона) и из мелкосопочников близ пос. Баян-Адрага по р. Шусын-голу. В верхнем ярусе господствует *Ulmus macrocarpa*. Полнота древесного полога 08—095. Многочисленные кустарники и сибирский абрикос в подлеске. Полукустарниково-травяной ярус едва развит: *Artemisia gmelinii*, *Stellaria dichotoma* постоянны, но доля их в покрытии не более 1 % для каждого вида. Состав травяного яруса варьирует в разных сообществах, но в нем участвует небольшое число тенелюбивых видов — *Scutellaria ikonnikovii* (нет в сообществе 8, а в 11-м довольно обилен), *Rubia cordifolia*, *Leonurus sibiricus* (нет в описании 7), *Galium spurium*, *Chenopodium hybridum* (только в 11 и 3), *Hackelia deflexa*, *Viola variegata* (только в 7). *Carex pediformis*, *Polgonatum humile* — с небольшим обилием только в описании 8.

6. (M.)-Ulmetum fruticoso-(gmelinii)-artemisiosum — (К.)-Ильмовник кустарниково-гмелино-полынный

Описание 10 из долины р. Шусын-гол. В верхнем ярусе — разреженные деревца ильма (полнота верхнего яруса 0.5), в подлеске и между деревьями имеются немногочисленные кусты *Armeniaca sibirica*, *Ribes pulchellum* и пятна зарослей *Spiraea pubescens*. В травяно-полукустарниковом ярусе доминируют *Artemisia gmelinii* (доля в покрытии не более 5 %). Набор трав случаен, наиболее часто между деревьями и кустами — *Clematis hexapetala*. Тенелюбивых трав почти нет, лишь в небольшом количестве встречается *Scutellaria ikonnikovii*.

Крайне обедненное сообщество (всего 18 видов, общее покрытие 60 %, остальная площадь занята выходами крупных камней).

III. В серии описанных нами сообществ нашлось всего 2 описания ценозов *Ulmus macrocarpa* на песчаных буграх. Одно было сделано на отрогах мелкосопочника Тумен-цогт близ бригады Лхумбе, второе — на крайнем востоке Монголии в урочище Хайластын-ундер (Ильмовый холм) на правобережье р. Халхин-гол. Оба сообщества очень бедны и почти лишены характерных песчаных видов. Тем не менее они представляют особые ассоциации.

7. (M.)-Ulmetum psammo-graminoso-caricosum — (К.)-Ильмовник песчано-злаково-осоковый

Описание 14 — со склона навеянного песчаного бугра в окрестностях бригады Лхумбе на правобережье р. Керулен. Южный склон бугра почти полностью занят зарослями *Ulmus macrocarpa*, но они здесь выглядят очень своеобразно. Хорошо развитых скелетных осей у деревцов ильма почти нет, из многочисленных оснований стволиков и обрубков ветвей развиваются многочисленные однолетние побеги сильного роста, реже это сильно разветвленные побеги 2—3-летнего возраста. Высота подобных густых зарослей от 1.5 до 2.5 м, они почти полностью сомкнуты, проникнуть в них очень непросто. К ильму примешаны в небольшом количестве абрикос и кое-где низкие кусты *Caragana microphylla*. Среди трав наибольшую роль играют *Carex korshinskyi* под пологом ильма, кое-где развивается и житняк, а вровень с деревцами растут высокие злаки *Spodiopogon sibiricus*, *Calamagrostis* *macrolepis* и высокий горец *Polygonum divaricatum*. Некоторую общность песчаных сообществ подчеркивают *Artemisia dracunculus*, *A. frigida*, *Asparagus dahuricus*, *Allium angulosum*. Произрастают в нем и *Artemisia gmelinii* (очень мало), и даже *Scutellaria ikonnikovii*, *Polygonatum sibiricum*.

8. (M.)-Ulmetum psammo-graminosum —
(К.)-Ильмовник песчано-злаковый

Описание 9 — на окраине песчаных холмов (дюн) на правобережье р. Халхин-гол. Довольно крупные хорошо развитые и немногоствольные деревья ильма (высотой в 3.5—4 м) и с диаметром крон примерно в 8—9 м² не образуют сплошного полога. К ним примешаны немногочисленные низкие деревца *Armeniaca sibirica*. В травяном ярусе господствуют злаки: это закрепляющий бóльшую часть склона дюны *Leymus chinensis* (доля которого в покрытии не менее 25 %), довольно частые куртины *Stipa grandis* и *Calamagrostis korotkyi*, несколько крупных кочек *Achnatherum splendens*, а близ деревьев — *Stipa sibirica*. Из разнотравья можно отметить лишь более многочисленные полыни *Artemisia dracunculus*, *A. macilenta* (довольно близко на дюнах есть сосны), *A. frigida* и немногочисленные куртины крупных *Clematis hexapetala* и *Seratula komarovii*. Всего встречено в ценозе лишь 17 видов, бедность его поразительна, особенно на фоне значительно более богатых здесь абрикосников (с карагачем *Ulmus pumila,* яблоней, даурским боярышником и др.).

IV. 5 сообществ, описанных нами в долине р. Нумрэгийн-гол в Прихинганье, довольно резко отличаются от других сообществ ильма в серии наших описаний, но они столь же резко отличаются друг от друга (табл. 2). Кроме видов, общих с другими сообществами ильма, в них немало видов, участвующих в ценозах ильмовников только в этом регионе, в том числе и таких, которые известны в Монголии только из Прихинганья. Внешний облик их здесь тоже очень различается, в одних сообществах *Ulmus macrocarpa* растет довольно крупными деревцами (до 5.5—6 м выс.), в других он ниже и то сочетается с другими деревцами, то резко выделяется среди более низких кустарников.

9. (M.)-Ulmetum cum Armeniaca sibirica
(gmelinii)-artemisioso-(korshinskyi)-caricoso-mixtoherbosum —
(К.)-Ильмовник с сибирским абрикосом
гмелино-полынно-коржинско-осоково-разнотравный

Это самое богатое из описанных сообществ крупноплодного ильма (64 вида!). Описание было сделано в нижней трети склона южной экспозиции в долине р. Нумрэгийн-гол в массиве горы Хан-Чандмань-ула. Но этот склон возвышается не над собственно долиной реки, а над высокой ее террасой, и местообитание ильма здесь совершенно типичное для этого вида. Это хорошо заросший закрепленный курум (крупнокаменистая россыпь). В связи с большим богатством ценоз был описан на весьма увеличенной площадке (400 м²), где сохранялись все важнейшие особенности ценоза. Ильм в этом сообществе представлен как довольно крупными (до 5.5—6 м выс. и диаметром стволов до 20 см), так и более низкими деревцами (2.5—3.5 м, с диаметром стволов до 15 см). Возможно, что возраст их различен, но собственно возобновления ильма в ближайшие 5 лет видимо не было. Довольно значительной прибавкой в создании верхнего яруса сообщества служат и крупные многоствольные куртины абрикоса (высотой до 2—2.5 м), а также немногочисленные, но равномерно распределенные деревца *Salix miyabeana* Seemen (высотой до 3.5 м) и единственное деревце *S. taraikensis* Kimura (примерно той же высоты). Здесь же разбросаны и немногочисленные многоствольные кусты *Rosa davurica* Pall., а в небольшом числе и низкие *Spiraea aquilegifolia*, *S. ussuriensis* Pojark aff. Все эти виды (кроме абрикоса) — абсолютно дифференциальные для сообщества.

В полукустарниково-травяном ярусе важную роль играют *Artemisia gmelinii* (но важно, что наряду с ней здесь есть немногочисленные кустики и близкого вида *A. messerschmidtiana* Bess.) и *Carex korshinskyi* (но *C. pediformis* здесь нет!). В числе доминантов нижнего яруса можно указать и *Lespedeza dahurica*, *Artemisia pronutans* Kitag., а из лугового разнотравья — *Sanguisorba officinalis*, *Adenophora gmelinii*, *A. tricuspidata* Fisch. (абсолютно дифференциальный), *Vicia amoena*, *V. unijuga* A. Br., *Paeonia lactiflora* Pall., *Potentilla acervata* Sojak, *Saussurea pulchella* Fisch., *Campanula cephalotes* Nakai, *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom., *Ligularia fischerii* (Ledeb.) Turcz., *Geranium davuricum* DC. и др. Наряду с тем в сообществе есть *Rhaponticum uniflorum*, *Scutellaria baicalensis*, *Iris dichotoma*, *Hemerocallis minor*, *Polygonum minus*, *P. valerii* A. Skv. и некоторые другие луго-прерийные виды. Из злаков здесь есть *Stipa sibirica*, *Agropyron cristatum* s. l., *Spodiopogon sibiricus*, *Koeleria mukdenensis*, *Elymus excelsus*, *Stipa baicalensis*, *Cleistogenes kitagawae*, *Bromopsis pumpellianus*, *Agrostis kudoi* Honda. Многие из видов, встреченных в сообществе, — показатели его своеобразия, ведь в составе его 23 абсолютно дифференциальных вида!

10. (M.)-Ulmetum securinegiosum — (К.)-Ильмовник секуринеговый

Сообщества 16, 18 со склонов боковых притоков р. Нумрэгийн-гол. Характерными чертами их строения являются малая роль в сообществах абрикоса и постоянное наличие кустарника *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehder, а также значительная роль прерийных элементов в составе полукустарниково-травяного яруса.

Ильм в этих сообществах представлен широкими многоствольными куртинами (по 5—7 стволиков) относительно небольшой высоты (2)2.5—3 м, секуринега — группами, видимо, часто обмерзающих до основания кустов. В полукустарниково-травяном ярусе доминируют *Artemisia messerschmidtiana* и *Carex pediformis*, при участии *Polygonatum sibiricum*, а в сообществе 18 — *Stipa grandis* и *Cleistogenes kitagawae*. В кустах нередко растет высокий *Polygonum valerii*. Характерным элементом яруса выступают прерийные грубые травы (далеко не всегда совпадающие в ценозах) — *Lespedeza juncea*, *L. dahurica*, *Rhaponticum uniflorum*, *Serratula komarovii*, *Clematis hexapetala*, *Scutellaria baicalensis*, *Filifolium sibiricum*, *Iris dichotoma*, *Saussurea pulchella*, *Haplophyllum davuricum* и дифференциальные виды *Ptilotrichum dahuricum*, *Astragalus tenuis*, *Thermopsis mongolica*.

11. (M.)-Ulmetum malosum — (К.)-Ильмовник яблоневый

Сообщества 17, 19 из нижних частей коренных склонов долины р. Нумрэгийн-гол. Ильм в этих ценозах чаще более крупный (3—3.5 м выс.) и менее многоствольный. Деревья яблони в рост ильма или несколько выше, но число особей невелико. Иногда имеются кустовидные деревца черемухи, группы куртин *Spiraea flexuosa*. В полукустарниково-травяном ярусе в числе доминантов *Artemisia messer-*

schmidtiana, *Carex pediformis* (описание 17, но роль осоки явно меньше), а также *Poa botryoides*, *Agropyron cristatum*, *Polygonatum humile* (описание 19). В обоих ценозах много *Polygonum valerii*, приуроченного к периферии крон деревьев, обязательно есть *Paeonia lactiflora* (но число куртин пиона невелико), попадаются *Vicia unijuga*, *Saposhnikovia divaricata*, *Artemisia freyniana*, *Thalictrum squarrosum*. В обоих сообществах есть и *Artemisia dracunculus*, *Potentilla acervata*. Но все же оба сообщества заметно различаются. В 17-м описании, кроме осоки, есть и довольно много *Calamagrostis epigeios* s. l. В нем больше и дифференциальных видов, в том числе есть и омброфилы (с яблоней!) — *Lamium album*, *Viola acuminata*, *Adoxa moschatellina*, *Cystopteris fragilis*, но и *Poa dahurica*, *Euphorbia fischeriana*. В описании 19 есть не только *Paraixeris serotina* (типичный вид абрикосников этого региона), но и *Rubia cordifolium* и лиана *Clematis brevicaudata*.

Надо сказать, что разделение ассоциаций 10 и 11 по причине малого числа описаний пока довольно условно, возможно, что с увеличением числа описаний они будут классифицированы по-иному.

Несмотря на то что классификация ильмовников, а также ранее опубликованные (Камелин, 1994, 2004) классификации абрикосников и лжеминдальников (сообществ *Prunus pedunculata*) еще будут изменяться по мере накопления новых материалов, уже сейчас можно провести сравнение состава этих растительных формаций на территории Монголо-Даурии и Прихинганья.

Для ильмовников и абрикосников, которые часто растут вместе, мы определенно и доказательно можем говорить, во-первых, об общности состава слагающих их видов. В самом деле, состав деревьев и кустарников, участвующих в сообществах ильма крупноплодного и абрикоса сибирского, на 3/4 совпадают. Верные виды древесных растений в них общие (а ильм крупноплодный был встречен в 52 из 88 описаний абрикоса, но и абрикос есть в 15 из 19 описаний ильмовников). Некоторые отличия, конечно, заметить можно: так вполне достоверно можно утверждать, что *Ulmus pumila* в сообщества *U. macrocarpa* если и входит, то исключительно редко. В то же время *Padus avium*, *Grossularia acicularis*, видимо, отсутствуют в абрикосниках. В прихинганских ильмовниках в одном случае мы встретили 2 вида ивы — *Salix miyabeana* и *S. taraikensis*, но в этом районе я все же видел и 1 экземпляр *S. miyabeana* по периферии абрикосника, а еще один вид ивы — *S. gordejevii* Chang et B. Skvorts. — иногда входит в ценозы абрикоса на песках, но эти ценозы не были описаны (в песках Молцог-элс района Дариганги и северо-западнее массива Цаган-ула в Восточной Монголии). Верные виды полукустарников и трав в ильмовниках и абрикосниках тоже во многом совпадают, хотя совершенно ясно, что *Stellaria dichotoma* и особенно *Artemisia dracunculus* встречаются чаще, чем в абрикосниках, а виды крупного грубothравья относительно чаще развиваются в абрикосниках и играют в них большую роль. Это особенно заметно по отношению к *Rhaponticum uniflorum*, *Lespedeza davurica*, *Astragalus melilotoides*, *Saussurea salicifolia* и, конечно, *Saposhnikovia divaricata*. Позиции *Carex pediformis* и *Carex korshinskyi*, а также таких злаков, как *Agropyron cristatum*, *Poa botryoides*, *Spodiopogon sibiricus*, вполне сравнимы, но *Stipa baicalensis*, *Cleistogenes kitagawae* явно более часты в абрикосниках, а *Melica virgata*, *Calamagrostis korotkyi* Litw. относительно чаще встречаются в ильмовниках. Сходные позиции в этих сообществах и у *Polygonatum sibiricum*, *P. odoratum*, *Lilium pumilum*, у ряда корневищных луков, но *Iris dichotoma* тоже более частый вид в абрикосниках. В абрикосниках чаще попадается *Cymbaria davurica*, но она столь же редка, как в ильмовниках так и в абрикосниках с участием ильма. Значительно чаще в абрикосниках попадается и боровой *Polygala tenuifolia* Willd., но редки *Trifolium lupinaster* s. l., *Pycnostelma paniculatum* и *Dendran-*

thema zawadskii. Но в них есть некоторые важные однолетние и двулетние виды, полностью отсутствующие в ильмовниках, — *Clausia trichosepala* (Turcz.) Dvorak, *Diarthron linifolium* Turcz., *Dontostemon micranthus* C. A. Mey., и даже тенелюбивый *Parietaria micrantha* Ledeb. В то же время здесь отсутствуют *Scutellaria ikonnikovii* Juz., *Lamium album* L. subsp. *orientale* R. Kam. et A. Budantz ., *Adoxa moschatellina*, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. И все же в целом мы должны признать, что состав этих сообществ очень близок.

Во-вторых, в сущности близки и состав доминантов нижнего яруса сообществ этих формаций. Это и полынь Гмелина, и осоки, реже — житняк, байкальский ковыль, серобородник, виды леспедецы, некоторые виды лугостепного разнотравья. Не случайно, что выделенные нами в ильмовниках ассоциации 4, 3, 6 вполне находят аналогию в ассоциациях 1—4, выделенных нами в абрикосниках, 2-я ассоциация ильмовников аналогична 14-й ассоциации абрикосников, 9-я ассоциация ильмовников близка к 11-й ассоциации абрикосников. Более отличны, пожалуй, песчаные сообщества абрикоса и ильма, и, конечно, только в ильмовниках есть ассоциация (5), где травяной покров едва развит, и в нем важное место находят омброфитные травы. В то же время структура полукустарниково-травяного яруса абрикосников нередко значительно более сложна как потому, что в них большую роль играют виды грубого крупнотравья, так и потому, что в них часто более важна роль таких видов, как *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis*. И все же мы вправе говорить о том, что абрикосники и (крупноплодно)-ильмовники, несомненно, тесно связаны друг с другом.

Этого в то же время нельзя сказать о ценозах формации *Prunus pedunculata* (Камелин, 2004). Состав этих ценозов тоже довольно близок к составу ильмовников и абрикосников, однако в них значительно бо́льшую роль играют *Caragana microphylla*, *C. stenophylla*, а также *Artemisia frigida*, степные злаки, *Stipa krylovii* Roshev., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Koeleria cristata* s. l. (включая и *K. macrantha*), значительна здесь роль и лугостепного *Leucopoa sibirica* (Hack.) Griseb. В них более разнообразно и степное разнотравье (*Cymbaria davurica* L. обычна и активна, виды *Pulsatilla*, *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss. и многие др.). Только здесь мы видим и очень важную роль в ценозах *Caryopteris mongolica* Bunge. Наконец, ценозы этой формации более разнообразны (хотя и далеко не полно описаны) в южной части ценоареала *Prunus pedunculata*.

И особенно отличны ценозы *P. pedunculata* от ильмовников. В этой связи вновь следует вспомнить, что абрикос хорошо развит и на территории Южной Бурятии (Селенгинской Даурии), и на территории собственно Даурии (Ононской, Аргунской, но и Южной — в России), *P. pedunculata* отсутствует в Даурии, а *Ulmus macrocarpa* — в Южной Бурятии. И общий ареал *P. pedunculata* значительно более западный, хотя все 3 вида есть в мелкосопочниках среднего течения р. Керулен, и все есть в Иншане выше излучины р. Хуанхэ. Совершенно ясно, что есть немаловажные отличия как в современном ареале (и ценоареале) всех этих 3 видов, так и в их истории на территории Монголии. Но более того ареалы целого ряда видов кустарников, встречающихся в сообществах интересующих нас видов, также распределяются по характеру фрагментов их ареалов в Южной Бурятии и Даурии на те же 3 типа. Аналогично *Armeniaca sibirica* в обоих регионах представлены *Ribes pulchellum* Turcz., *Spiraea aquilegifolia* Pall., *Potentilla parvifolia* Fisch. s. l., *Caragana microphylla* Lam. s. l. (incl. *C. buriatica* Peschk.), *C. stenophylla* Pojark. Аналогичными ареалами типа *Prunus pedunculata* могут считаться ареалы *Rhamnus erythroxylon* Pall., *Caryopteris mongolica* Bunge, и ареалами, аналогичными *U. macrocarpa*, — ареалы *Spiraea elegans* Pojark., *S. pubescens* Turcz., *Securinega suffruticosa* (Pall.)

Rehd., *Rhamnus parvifolia* Bunge, *R. ussuriensis* V. Vassil. В то же время подавляющая часть верных травянистых видов всех сообществ, все доминанты полукустарниково-травяного яруса распространены в Южной Бурятии и в Даурии и, по большей части, за исключением широко-ареальных видов, как раз в связи с сообществами абрикоса, ильма крупноплодного и *Prunus pedunculata*. Исключение представляют немногие виды, встречающиеся только в Даурии, — *Iris dichotoma*, *Clematis hexapetala*, *Scutellaria baicalensis*, *Scorzonera albicaulis*, *Adenophora gmelinii*, *Scutellaria ikonnikovii* и некоторые другие. При общности травянистого компонента этих сообществ фитоценоцикл видов его составляющих в Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции может быть очень различным. Это и преимущественно лугостепные, прерийные, собственно сухостепные и кустарниково-степные виды, и виды встречающиеся также в борах и петрофитных степях, в разных сообществах кустарников. Определенно различен и фитоценоцикл низких деревьев и кустарников. Более обширным фитоценоциклом как раз характеризуются виды, общие для Южной Бурятии и собственно Даурии — *Caragana microphylla*, *C. stenophylla*, *Spiraea aquilegifolia*, *Potentilla parvifolia* s. l. Они могут входить в степные сообщества плакорных местообитаний (и иногда даже быть доминантами кустарниковых степей), но могут входить и в разреженные боровые сообщества, а также в самые различные петрофитные ценозы, реже в песчаные степные и кустарниковые сообщества. По существу так же ведет себя в современный период и *Armeniaca sibirica*. Обширен фитоценоцикл и *Prunus pedunculata*, которого, однако, в плакорных настоящих и сухих степях не встретить, да и в борах, даже в разреженных, тоже. Зато он очень активен в петрофитных сообществах не только в поясных и зональных лесостепных комплексах, но и в комплексах пустынных степей южных мелкосопочников и низкогорий. Однако фитоценоцикл у 2 других видов, подобно *P. pedunculata*, заходящих в Южную Бурятию, но не в Даурию, — *Rhamnus erythroxylon* и *Cariopteris mongolica* — значительно у́же (особенно у *R. erythroxylon*). Все же виды, которые подобно *Ulmus macrocarpa* не встречаются в Южной Бурятии, как правило, связаны только с петрофитными кустарниковыми ценозами, а за пределами Монголии — с дубравами *Quercus mongolica*. Они никогда не входят в ценозы плакорных и низкогорных степей и почти никогда — в боровые ценозы.

Еще в первой публикации по сообществам *Armeniaca sibirica* я отмечал, что их можно рассматривать как реликтовые образования, ранее входившие в сукцессионные системы, связанные с борами и дубравами более сложного состава, дериваты которых ныне сохраняются в части Южной Маньчжурии и Приморья на российской территории Дальнего Востока, а также в Северном Китае от Иншаня до районов севернее Пекина (и, видимо, Ляодунского п-ова). Современные ценозы абрикоса сибирского и ильма крупноплодного вполне аналогичны шиблякам Передней и Средней Азии, которые также существуют ныне без связей с ранее климаксовыми для них ксерофилизованными широколиственными лесами (дубравами из разных видов дуба), в упрощенных сукцессионных системах (Камелин, 1994, 2004).

Для ильмовников, в частности, в современный период совершенно невозможно представить, чтобы на тех же типах местообитаний их могла бы сменить какая-либо другая растительная формация. А между тем я не видел возобновления ильма в этих ценозах (по крайней мере в возрасте до 10 лет). Следовательно, возобновляться ильм может лишь в значительно более долговременных циклах развития природной среды обитания. При естественном старении популяций ильма (и медленном изменении почв в местообитаниях, где он растет) возможно перевершинивание роли в этих ценозах двух наиболее распространенных в них деревьев в пользу *Armeniaca sibirica* (что мы, возможно, и видим в районах их современного обитания, ведь ценозы абрикосников с ильмом гораздо более часты, чем чистые ильмовники). Далее эти абрикосники могут либо сменяться с развитием ландшафтов (выполаживанием их и образованием более мощных почв) степями или прериеобразными сообществами, либо в каких-то случаях боровыми системами. При полном естественном распаде ильмовников на курумах, сохраняющих как подвижность субстрата, так и ядра многолетней мерзлоты, развитие на них абрикоса невозможно, как и возобновление на курумах и сосны, и лиственницы. На северо-востоке Монголии есть лишь одна порода, которая, видимо, может осваивать местообитания этого типа. Это осина (*Populus tremula* s. l., включая *P. davidiana* Dode, и полиплоидные, а вернее триплоидные ее гигантские клоны). Но ни в одном чистом ильмовнике мы не видели хотя бы одного экземпляра осины или ее всходов. В то же время можно предполагать, что в некоторых естественно разрушающихся ильмовниках могут сильно разрастаться более мезофильные кустарники, особенно *Spiraea flexuosa*, *S. elegans*, которые способны закреплять подвижку курумов. Есть возможность поселения в этих условиях и черемухи, и, возможно, низкодревесных ив (*Salix taraikensis*). Развитие подобных сообществ при сохранении на доступных для корней кустарников и низких деревьев запасов влаги за счет ежегодного оттаивания мерзлоты может, вероятно, в некоторых случаях приводить и к появлению в этих условиях лиственницы. Но только в горах Ононской Даурии (или где-либо в подобных условиях на Большом Хингане), но не в долине р. Среднего Керулена или в Прихинганье, где лиственницы нет.

Конечно же, особенности растительного покрова районов обитания ильмовников, абрикосников и ценозов *Prunus pedunculata* не являются только следствием современных условий обитания этих сообществ (как косных, так и биотических факторов среды). Безусловно, они были заложены раньше, в четвертичном периоде. И в этом случае нам необходимо несколько подробнее остановиться на особенностях распространения ряда важных видов растений и комплексов растительности на северных рубежах Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции в целом. Западный рубеж этой провинции идет по верхнему течению р. Джиды, по среднему течению рек Селенги и Орхона, хотя некоторые важные дауро-маньчжурские виды как по Орхону, так и по Селенге проникают и несколько далее к западу (например, *Filifolium sibiricum* по р. Селенге и западнее Мурэна). Но в целом западный рубеж образован горной страной Южных и Восточных Саян, Сангиленского нагорья и северных хребтов Хангая (Булнай-нуру). Это таежные и таежно-экспозиционно-лесостепные хребты, причем таежные леса здесь лиственничные, елово-лиственничные и кедрово-лиственничные, собственно темнохвойной тайги практически нет, как и лесов с пихтой, крайне редка и сосна. Восточнее рек Селенги и Орхона довольно далеко вглубь Дауро-Монгольской провинции вдается массив Хэнтейского нагорья (Хэнтея). Общее направление его водораздельных хребтов северо-восточно-юго-западное (по главному водоразделу рек бассейнов Байкала и Амура), но отдельные поднятия ориентированы и почти меридианально. Высокогорья (гольцы) Хэнтея — восточно-сибирские по флоре, а на северо-западе поднятия в верховьях Чикоя, Мензы и Еро-гола — темнохвойная тайга с участием пихты сибирской представляет крайне юго-восточный остров этого типа растительности (в условиях второго пояса растительности гор), северо-европейско-урало-сибирской, т. е. более северо-западной фратрии растительности, представленной также по склонам гор, обращенных к Байкалу. Между тем юго-восточный макросклон Хэнтея — это уже более выраженная, ангаридской фратрии, лиственничная тайга, лишь в верхней полосе леса в горах обогащенная кедрачами, хотя, вероятно, истребленными человеком в более низких частях гор, относящихся уже к Даурии.

Еще примерно в 750 км к востоку от Хэнтея на правобережье р. Амур мы вновь видим резкое вторжение к югу таежных сообществ в условиях низкогорий и среднегорий северной части Большого Хингана. Эта крупная меридианально простирающаяся горная страна, общей протяженностью около 1200 км резко различна по природе в разных частях (Кузнецов, 1892; Баранов, Чжу-ю-чан, 1951; Гордеев, 1957; Danert et al., 1961). На севере, примерно до 49°30′ с. ш. — это по существу низковысотное плоскогорье, отрезанное долинами Аргуни и на севере — Амура от аналогичных низкогорных систем Даурии и южных окраин Станового нагорья. Его высшие точки находятся в ряде небольших хребтов разного заложения — от меридианального до субширотного — и имеют высотные отметки от 1390 до 1447 м, причем южнее сопки Гулияшань резко снижаются (на широте Хайлара). Эта часть Хингана таежная, в основном светлохвойно-таежная, на севере — сильно заболоченная. Следующий отрезок Хингана, к югу до долин Улгайин-гола и Хоулин-гола — низкогорно-среднегорный хребет с высшей точкой — горой Тай-пинь-линь (1712 м) в верховьях левого истока Аргуни р. Йимин-хэ и горы Соелз-ула (1503 м) на границе Монголии и Китая на водоразделе Нумрэгийн-гола и верховий Таоэр-хэ и Улгайин-гола. Это лесостепной (и лесопрерийный) Хинган с небольшими массивами лиственничников (не таежной природы). Южнее весьма низкой (менее 1000 м) южной границы этого отрезка Хингана находится самая высокая часть Большого Хингана с вершинами выше 1900—2000 м, высшие точки — гора Хуань-ган-лян (2029 м), резко возвышающаяся над долиной Конгур-гола, и гора Сясимян-шань (2050 м) в верховьях р. Шар-Мурэн, где Хинган плавно состыкуется с плато Вэйчан и далее низкогорьями Северного Китая. Это степной Хинган — по существу поднятая краевая структура Монгольского плато с сильно расчлененным юго-восточным макросклоном, принимающим муссонные осадки в большей степени, чем лежащие к северо-западу от него участки бассейна Силин-гола, Дариганги и Прихинганья в Монголии. Восточнее Хингана, по долине Амура, довольно близко начинает встречаться дуб, а на малом Хингане — и участки амуро-маньчжурских смешанных лесов. Но и западнее Хингана дуб монгольский есть в долине Аргуни (и с российской, и с китайской сторон), а также в предгорьях Хингана в районе Трехречья и после большого перерыва в Южном Хингане близ высочайших вершин его. В Приаргунском р-не есть также спутники дуба — *Betula davurica* Pall., *Corylus heterophylla* Fisch., *Lespedeza bicolor* Turcz. Из них лишь *Lespedeza bicolor* найдена в Прихинганском р-не Монголии, но *Betula davurica* есть вдоль западного склона Хингана вплоть до высоких поднятий Южного Хингана. Очень важно, что вдоль западных склонов Хингана от Аргуни до районов Баян-Хошун-сумэ местами развиты характерные боровые комплексы на песчаных дюнах. Сосны в них преимущественно гибридогенные (т. е. *Pinus yamazutae* Uecki = *P. krylovii* Serg. et Kondratyuk = *P. sylvestris* var. *mongolica* Litv.). Они могут рассматриваться как продукт интрогрессивной гибридизации *P. sylvestris* с китайской (более континентальной) сосной *P. tabulaeformis* Carr. Варианты их очень различны — более длиннохвойные и более толстохвойные (и хвоя короче), с уплощенными или выпуклыми щитками чешуй, с бугорком на них и без бугорка или шипика. Общий признак собственно гибридных форм, однако, — значительно более длинные шишки (до 6.5—8 см в нераскрытом состоянии). Развитие этих гибридов — свидетельство того, что в Даурии и Прихинганье некогда могли смыкаться ареалы 2 видов сосны — бореального и восточно-азиатского, более теплоумеренного. Почти наверняка это было в то же время, когда и ареал *Quercus mongolica* (а может быть и близкого к нему вида *Q. wutaischanica*) был в этом районе более широким и сплошным. И в то же время шире были распространены в этом регионе и ильмовники. Очень важной природной особенностью участков Монгольского плато западнее Хингана является также наличие здесь ряда котловин низкого уровня. Самые низкие из них расположены в низовьях Керулена и Халхин-гола и заняты озерами Буир-нур и Далай-нур (или Хулун-нур) с уровнями озера в 539 м и немного западнее в котловине небольшого оз. Хух-нур (с самой низкой точкой Монголии — 535 м). Южнее — это котловина Сорин-нур.

Западнее Хэнтея, где по Селенге заходят в Южную Бурятию и абрикос, и *Prunus pedunculata*, мы, во-первых, видим вновь широкое развитие боров (особенно ближе к низовьям Еро-гола и Орхона, но и вдоль Селенги), а также пойменных редколесий и рощиц *Ulmus pumila*. Передовые же низкогорья Хэнтея и высокие мелкосопочники западнее их часто, кроме боров, покрыты березовыми лесами. Именно на этом участке, кроме *P. pedunculata*, на юг Бурятии в пределы России заходят и *Caryopteris mongolica*, и *Rhamnus erythroxylon*, но еще и *Peganum nigellastrum* Bunge (типичный центрально-азиатский гобийский вид). Есть в этом районе и реликтовые местонахождения *Menispermum dauricum* DC, *Ulmus japonica* (Rchd.) Sarg., *Rhamnus dahurica* Pall., а также ряда других восточно-азиатских видов. Во-вторых, именно в этом меридианальном створе, но южнее, мы видим и наиболее северные местонахождения целого ряда пустынно-степных и гобийско-пустынных видов, причем видов реликтовых, резко обособленных. Это *Potaninia mongolica* Maxim., *Tugarinovia mongolica* Iljin, *Caragana tibetica* Kom., *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng. f.

Вышеизложенные фактические данные вместе с другими свидетельствами по составу флоры, в отсутствие надежных ископаемых свидетельств вполне могут послужить для более детального очерка истории развития растительного покрова западной части Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции.

По данным палеоботаников, работавших на более северных и восточных территориях, мы можем обоснованно утверждать, что в неогене на этих территориях были развиты хвойно-широколиственные леса более богатого состава, чем ныне сохранившиеся их дериваты в притихоокеанском секторе северных территорий Восточной Азии (Южное Приморье и Приамурье, Сахалин, Курилы, Хоккайдо). Неогеновые лесные типы растительности, однако, на территории Сибири вряд ли можно считать прямым наследием даже олигоценовых флор, развитых на этих территориях (не говоря уже о палеоценовых и эоценовых флорах). Скорее всего, неогеновые лесные типы могли быть дериватами более северных (и для Восточной Сибири, и Дальнего Востока — более северо-западных) лесных флор, к неогену мигрировавших на юг. Сложность, однако, в том, что в конце олигоцена—начале миоцена на территориях Восточной Сибири (особенно в секторе от современного Прибайкалья до Центральной Якутии) должны были существовать наряду с лесными типами и древне-ксерофильные типы. В это время окраинные моря Пацифики еще не существовали, а суша, включавшая районы современной Берингии, простиралась намного далее к северу, чем и можно объяснить распространение в эоцене до Камчатки тропических флор, а в олигоцене Сибири еще очень многих субтропических групп. Поэтому в неогене, наряду с проникновением с севера более умеренных лесных флор, для Восточной Сибири можно предполагать развитие ксерофитно-лесных, вероятно, и травянистых типов растительности. Так считал и М. Г. Попов (1963), эти идеи развивала и Г. А. Пешкова (1972, 1984а, б). Но, конечно, нельзя согласиться с тем, что древнейшие ксерофитные типы, ныне имеющиеся в Сибири, — палеогеновые по возрасту и пустынные по ценотипу. В небольшом роде *Krascheninnikovia* Gueldenst. (=*Eurotia* Adans., *Ceratoides* Gagn.) — 6 видов, из них 2 вида заходят в северные умеренные пустыни Турана и Гоби, а один — в умеренные пустыни Межгорных котловин в Притихоокеанской Северной Америке, но даже эти виды участвуют и в других сообществах — степных, ксерофитно-кустарниковых и др. А еще один вид, причем именно в Дауро-Маньчжурии, прекрасно развит в восточно-азиатских лугопрериях (*K. arborescens* (Losin.) Grub.), а высокогорный (от Алтая до Цинхая и Тибета) *K. compacta* (Losin.) Grub. — тоже далеко не пустынный. В роде *Peganum* L. — 3 вида и один подвид: среди них *P. nigellastrum* — настоящий центрально-азиатский (гобийский) пустынный вид, отдаленно ему родственный *P. mexicanum* A. Gray — сонорский вид. Но в Средней Азии есть более древний тип этого семейства — *Malacocarpus crithmifolius* (Retz.) C. A. Mey., исходно-лесной («тугайный»), хранящий черты общего лианоподобного предка *Peganaceae*. В древнейшем же роде *Ephedra* L., стоящем совершенно обособленно среди всех сосудистых растений, около 40 видов, и наиболее примитивные (лианы по исходным жизненным формам) виды обитают в шибляках Древнего Средиземья Азии, в калифорнийском скрэбе Северной Америки, а в Южной Америке (в Эквадоре, Перу, Бразилии) — в разных типах горных и равнинных тропических лесов. В той же группе рода, которая ближе к сибирским видам, наиболее близки к предковым высокие (до 3 м выс.) безлистные кустарники, также связанные с шибляками в Средней Азии, но имеющие общий ареал от Восточного Средиземноморья до Центрального Китая (группа *E. procera* s. l., которая тоже совершенно избегает пустынь). Настоящие же пустынные типы рода даже в Средней Азии растут лишь в Южном Туране, а в Северной и Южной Америке представлены только свойственными им группами или типами, близкими к африканско-аравийским. Поэтому древне-ксерофильные типы в данном случае не пустынные, и это находится в полном соответствии со множеством других групп, развитых в Азии и в Пацифических районах Северной Америки, в Мексике. Вообще же, ксерофильные группы, представленные во флоре Сибири, в основном неогеновые, причем среди них есть и автохтонные, возникшие именно здесь на базе различных мигрировавших преимущественно с юга восточно-азиатских и передне-среднеазиатских типов (ряд групп рода *Artemisia*, *Arctogeron*, *Stenosolenium*). Но большая часть таких групп — это мигранты на данную территорию с разных направлений, и в этом случае сибирские виды — плейстоценовые и даже голоценовые. В моих работах и по Средней Азии, и по Монголии было разобрано немало древних групп. Для Монголии в этом отношении важны и ряд обработок В. И. Грубова в издании «Растения Центральной Азии», и работы монгольских ботаников. Для Монголии уже хорошо доказано, что многие древнепрерийные и шибляковые группы здесь не менее оригинальны, чем пустынные, а развитие пустынь прерывалось в плейстоцене (Камелин, 1987, 1988; Камелин, Улзийхутаг, 1990; Дариймаа, 2003).

Именно в неогене на юге Сибири и в Монголии шли филоценогенетические процессы, в известной мере аналогичные филоценогенезу в Передней и Средней Азии — распад широколиственных лесов и формирование прашибляковых и шибляковых ценозов, преобразование полусаванн в прерии восточно-азиатского типа и формирование степей. Этому способствовало положение этих территорий на стыке нескольких крупных регионов с различной флорой: восточно-азиатского. древне-средиземноморского (еще более богатой) и бореального (с плиоцена) типов. Но, конечно, основные события, предопределившие как современный состав флоры, так и особенности растительного покрова в регионе Южной Сибири и Северной Монголии, прошли в плейстоцене, а для Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции они затянулись и до голоцена. Ландшафтно эта территория резко преобразовалась еще в плиоцене, когда интенсивно поднимались горные хребты, в ряде районов действовали группы вулканов, но одновременно периодически холодало. Различные части территории поэтому часто и резко преображались: изменялся сток и климатические условия. Это же продолжалось и в плейстоцене, но в еще более короткие отрезки времени. Естественно, что все эти изменения вели и к изменениям растительного покрова. При общем похолодании, а в ряде случаев и развитии горного оледенения, не меньшее значение имели процессы резких смен атмосферного осадкообразования на территориях основного перехвата влаги и территориях «дождевой тени». Для резко континентальной территории гор Дауро-Монголии время плейстоценовых оледенений было, пожалуй, даже более благоприятным, но для более открытых равнинных пространств Монгольского плато и бассейна Сунгари этого сказать нельзя, здесь резче проявлялся недостаток тепла в сезон вегетации, и, кроме того, на значительных площадях существовали озерные водоемы. В эпохи оледенений и во времена межледниковий неоднократно изменялись и зональные, и подзональные границы, а также поясные системы в горах. Во влажные эпохи далеко к югу распространялись лугостепи (и особенно криофильные лугостепи), в горах темнохвойная тайга занимала все территории с достаточным увлажнением, не подвергавшиеся оледенению и без вечной мерзлоты грунтов. В сухие и холодные эпохи в горах господствовала светлохвойная тайга, на юг продвигались ценозы кедрового стланика, низких рододендронов, дриад, полидоминантных мелкозлаковых степей. В сухие и теплые периоды на север по высыхающим котловинам с солеными озерами продвигались различные солончаковые (степные и пустынные) виды, а также комплексы зональных пустынь, а на базе более ксерофильных кустарников и различных по экологии галофитных, псаммофитных, гипсофитных элементов формировались ценозы наиболее оригинальных ксерофитных сообществ, ныне представленных пустынными степями. Поскольку даже в условиях Монгольского плато и мелкосопочников в разные периоды резко изменялись системы стока, в какие-то периоды пойменные ценозы могли по ним проникать далеко к югу (и это могли быть и ценозы карагача *Ulmus pumila*), а в какие-то периоды, напротив, пустынные и пустынно-степные виды вдоль крупных рек проникали далеко на север. Наиболее оригинальные гобийские пустынные типы, вплоть до последних стадий плейстоцена, переживали это неблагоприятное время южнее — в нижних поясах Алашанского хр. и севернее Наньшаня, возможно, и в западной части Ордоса, и лишь позднее, в теплые периоды позднего плейстоцена и голоцена, частично восстановили свой бывший ареал до северных границ Алашанской Гоби. Но такие типы, как *Potaninia mongolica*, *Tugarinovia mongolica*, виды *Olgaea* и подобные им существовали все время плейстоцена и в более северных рефугиумах.

Дубравные и боровые системы, включавшие на территории юга Сибири в плиоцене и в раннем плейстоцене многие ныне живущие только на северной окраине Китая типы, например, виды сирени, китайский каркас, остриопсис, а возможно, и восточную биоту, китайский финик (*Ziziphus jujuba*), в эпохи похолоданий могли сохраняться только значительно южнее, начиная с крайне южных участков Хингана, а по большей части, в центральных районах Шэньси и Шаньси, и, восстанавливая свой ареал, теряли многие элементы этих сообществ. Но именно с ними и следует связывать абрикос и крупноплодный ильм, а также многие сопровождающие их типы кустарников и трав. Они частично восстанавливали свои рубежи на севере, в разные эпохи плейстоцена, преимущественно за счет меридиональных подвижек вдоль Хингана, где, видимо, находили убежища при последующих похолоданиях. Во всяком случае, весь дубравный комплекс Аргунской Даурии, видимо, существовал на месте уже в позднем плейстоцене и голоцене и не был уничтожен при последующих сменах климата. Более того, абрикос, вероятно, в позднем плейстоцене смог сильно расширить свой ареал к западу, чего не случилось с более влаголюбивым ильмом, который смог проникнуть лишь до Ононской Даурии, где и сохранился в наилучшем виде после того, как по существовавшей в голоцене долине стока из Восточной Гоби в низкие котловины озер Барги ряд солончаковых и пустынно-степных видов достиг и Торейских озер, и Хух-нура. Совершенно иной могла быть картина в западной части Монголо-Даурии и Южной Бурятии. Здесь, очевидно, несколько раз за время плейстоцена существовала возможность при подвижках к северу подзоны пустынных степей и зоны гобийских пустынь распространения на север некоторых пустынных элементов. В одну из таких подвижек, еще до формирования Баргузинского хр., своих северных рубежей достигла *Nitraria sibirica* Pall. (вид, вообще, очень холодостойкий). В более позднее время, возможно, в позднем плейстоцене, по сформировавшемуся уже стоку Орхона, своих северных границ могли достигнуть *Prunus pedunculata*, *Caryopteris mongolica*, *Peganum nigellastrum* (для этого вида возможен и более поздний занос). Скорее всего, они проникли в Южную Бурятию позднее, чем абрикос, а также целый ряд боровых южных типов (таких, как *Spodiopogon sibiricus*). И в то же время сформировались и северные рубежи *Potaninia mongolica* и ряда других реликтовых пустынно-степных и северо-гобийских видов именно в этом створе. Только преобладанием меридиональных направлений расселения многих видов Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции и можно объяснить целый ряд особенностей ее растительного покрова. Время этих расселений — поздний плейстоцен—голоцен, причина расселений — смена климата в очень долговременных (десятки тысяч лет—тысячи лет) периодах изменений. И такова была, видимо, история на этих территориях ильма крупноплодного.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранов А. И., Чжу-ю-чан. К фитогеографическому изучению хребта Большой Хинган в Северо-Восточном Китае. Харбин, 1951. С. 21—38.

Ганболд Э. Флора Северной Монголии // Систематика, география, история развития и хозяйственное значение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 67 с.

Гордеев Т. П. Очерк растительности Северо-Востока Китая и восточной части автономного района Внутренней Монголии. Шанхай, 1957. 30 с.

Грубов В. И. Ботанико-географическое районирование Центральной Азии // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1963. Вып. 1. С. 10—69.

Грудзинская И. А. [Род] *Ulmus* L. // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1989. С. 62—66.

Грудзинская И. А. [Сем.] *Ulmaceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. СПб., 1991. С. 95—100.

Дариймаа Ш. Астровые (*Asteraceae* Dum.) Монголии (систематический состав, экология, география, история развития и хозяйственное значение): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2003. 60 с.

Камелин Р. В. Флороценотипы растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1580—1594.

Камелин Р. В. К истории пустынного комплекса видов флоры Центральной Азии // Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 6—14.

Камелин Р. В. География и фитоценология *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 1—2. С. 3—26.

Камелин Р. В. Восточно-древнесредиземноморские мезоксерофильные и ксерофильные листопадные леса, редколесья и кустарники (шибляк) // Листопадные ксерофитные леса, редколесья и кустарники. СПб., 1995. С. 26—45.

Камелин Р. В. География и фитоценология *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 400—425.

Камелин Р. В., Улзийхутаг Н. Флора Центральной Азии, ее своеобразие и проблемы сохранения // Экология и природопользование в Монголии. Улан-Батор, 1990. С. 41—44.

Кузнецов Н. И. Ботанические результаты Хинганской экспедиции Д. В. Путяты // Изв. Русск. Географ. об-ва. 1892. Т. 28. Вып. 2. С. 179—182.

Куренцова Г. Э. Растительность Прихинганской равнины и окружающих предгорий. М.; Л., 1962. 139 с.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.; Л., 1963. 135 с.

Пешкова Г. А. Третичные реликты в степной флоре Байкальской Сибири // Науч. чтения памяти М. Г. Попова, 12—13. Иркутск, 1972. С. 25—58.

Пешкова Г. А. О сопряженности в развитии мезофильных и ксерофильных флор Байкальской Сибири в кайнозое // История растительного покрова Северной Азии. Новосибирск, 1984а. С. 144—156.

Пешкова Г. А. Реконструкция генезиса флоры // В кн.: Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. «Особенности и генезис флоры Сибири. Предбайкалье и Забайкалье». Новосибирск, 1984б. С. 228—253.

Пешкова Г. А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1985. 145 с.

Cheng Wanchun. Ulmaceae // Flora Reipubl. Popul. Sinicae. 1959. Vol. 22. P. 185—196 (на кит. яз.).

Danert S., *Geier S.*, *Hanelt P.* Vegetationkundliche Studien in Nordostchina (Mandschurei) und der Inneren Mongolei // Fedde repertorum. 1961. Bh. 139. P. 5—144.

Flora of Beijing. Revised Edit. Peking. 1984. Vol. 1. 710 p.

Fu Peiyun (Edit.) Clavis plantarum Chinae boreali-orientalis. Ed. 2. Harbin. Sc. Press. 1995. 1007 p. (на кит. яз.).

Li Bo, *Yong Shipeng*, *Li Zhonghou*. The vegetation of the Xilan River basin and its utilization // Research in Grassland Ecosystem. 1988. N 3. P. 84—183.

Liu Shurun, *Liu Zongling*. Outline of Flora of the Xilan River basin, Inner Mongolia // Research in Grassland Ecosystem. 1988. N 3. P. 227—268.

Plantae vasculares Helanshanicae (Edit. Di Weizhong). Lanzhou, 1986. 378 p.

Yong Shipeng, *Li Bo*, *Zeng Sidi*, *Cui Haiting*. Vegetation map of Inner Mongolia Autonoumous Region, China. 1 : 1 500 000. Hohhot, 1990. The legend: p. 1—11.

SUMMARY

The range of *Ulmus macrocarpa* Hance is defined, as well as the communities, formed by this species in East Mongolia, for the first time are described. 11 associations of the largefruited elm are distinguished. A comparative analysis of the floristic staff of the elm communities with that of formed by *Armeniaca sibirica* and *Prunus pedunculata* was made. The problems of history of the vegetation cover of Dauro-Mongolo-Manshurian Province, and especially the history of the mesoxerophilous woodlands and scrubs, now represented in this region, are discussed.

УДК 581.82

© А. Е. Васильев

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ НЕКТАРНИКОВ И МЕЛКИХ ЖИЛОК ЛИСТЬЕВ.
2. «СИМПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ» ВИДЫ

A. E. VASSILYEV. COMPARATIVE ANALYSIS OF VASCULAR SYSTEM STRUCTURE IN NECTARIES AND MINOR LEAF VEINS.
2. «SYMPLASMIC» SPECIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru

Поступила 27.12.2004
Окончательный вариант получен 02.02.2005

В мелких жилках листьев 5 исследованных видов плазмодесмы многочисленные, обычно вильчато ветвистые, собраны в группы разного размера, расположенные на утолщениях оболочки — плазмодесменных полях. У *Cucumis sativus* и *Lamium album* эти поля сосредоточены в стенке между клетками-посредниками и клетками обкладки, у *Salix caprea*, *Prunus padus* и *Nepenthes khasiana* расположены равномерно между всеми типами клеток. В нектарниках у всех видов, за исключением *N. khasiana*, проводящие пучки флоэмные, клетки-посредники в терминальной флоэме у всех видов отсутствуют. Частота плазмодесм между клетками терминальной флоэмы и между ними и секреторными клетками у *C. sativus*, *L. album* и *S. caprea* низкая, плазмодесменные поля обычно не образуются. У *P. padus* и *N. khasiana*, у которых пучки не проникают в секреторную ткань, частота плазмодесм такая же высокая, как и в жилках листьев, и образуются плазмодесменные поля. Описаны особенности ультраструктуры клеток мелких жилок листьев и нектарников. Результаты сравнительного анализа ультраструктуры флоэмы листьев и нектарников не свидетельствуют о ее активной роли в разгрузке ассимилятов у симплазматических растений. В обеспечении сплошного потока ассимилятов по ситовидным трубкам к нектарникам основная роль принадлежит секреторным клеткам.

Ключевые слова: нектарники, проводящие пучки, флоэма, симплазматический транспорт.

В предыдущей статье настоящей серии (Васильев, Котеева, 2004) был дан сравнительный анализ структуры проводящей системы нектарников и мелких жилок листьев у апоплазматических по загрузке флоэмы видов, в настоящей то же сделано для симплазматических видов.

Предполагают (Madore, Webb, 1981; Turgeon, Medville 1998), что у этих видов ассимиляты из клеток мезофилла листа до ситовидных трубок диффундируют по цитоплазме через плазмодесмы (по симплазме), не выходя в апоплазму. Как создается гидростатическое давление в трубках, при этом не ясно. Одни авторы (Turgeon, Medville 1998; Turgeon, 2000) считают, что вообще загрузки, под которой понимается активный транспорт ассимилятов во флоэму, у симплазматических видов может и не быть. Другие авторы (Russin, Evert, 1985a, b; Lackney, Sjolund. 1991; Knop et al., 2001) получили данные, что и у симплазматических растений гидростатическое давление создается за счет активного транспорта на плазмалемме не клеток-спутников, а самих ситовидных трубок. Роль спутников в транспорте в этом случае сводится к обеспечению ситовидных трубок АТФ, синтезу и переносу мембранных белков (в том числе транспортеров) в ситовидные трубки, неспособные к синтезу этих веществ.

В связи с возможным неучастием клеток-спутников мелких жилок листьев симпластических растений в обеспечении сплошного потока ассимилятов по ситовидным трубкам может возрасти роль этих клеток как двигателей транспорта в местах разгрузки флоэмы, в том числе в нектарниках. Проведенный в настоящей работе сравнительный анализ ультраструктуры терминальной флоэмы листьев и нектарников этих растений дает отрицательный ответ на этот вопрос.

Материал и методика

Материалом настоящей статьи послужили мелкие жилки листьев и нектарники 5 видов растений: *Cucumis sativus*, *Lamium album*, *Prunus padus*, *Salix caprea* и *Nepenthes khasiana*. При этом изучали нектарники, находящиеся у *P. padus* в основании листовой пластинки, у *N. khasiana* — в крышке и перистоме (ободке) ловчих кувшинов, у остальных — в цветке. Цветущие цветки и закончившие рост листья собирали в полдень в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург РАН), недавно открытые ловчие кувшины отрезали от растений, культивируемых в оранжерее. Дальнейшую работу с материалом проводили так же, как это описано в предыдущей статье (Васильев, Котеева, 2004). Периметр среза клеток определяли планиметром, частоту плазмодесм — по методике, опубликованной ранее (Васильев, Муравник, 1997).

Результаты исследований

Cucumis sativus

Лист. Мелкие жилки имеют структуру, сходную со структурой жилок у других исследованных представителей сем. *Cucurbitaceae* (*Cucurbita*: Turgeon et al., 1975; *Cucumis melo*: Schmitz et al., 1987; Turgeon, Hepler, 1989). Они отделены от мезофилла хлоренхимной обкладкой, в клетках которой хлоропласты распределены центробежно. Как и все другие проводящие пучки у огурца, мелкие жилки биколлатеральные: состоят из абаксиальной и менее развитой адаксиальной флоэмы, разделенных ксилемой. Абаксиальная флоэма жилки включает 2—5 контактирующие друг с другом ситовидные трубки, 2 (постоянное число!) расположенные по сторонам жилки клетки посредники (intermediary cells) и 1—2 обычные клетки-спутники, а также 1—4 клетки флоэмной паренхимы (табл. I, *а*). Адаксиальная флоэма состоит из 1 ситовидной трубки, 1—2 обычных клеток-спутников, иногда 1 клетки флоэмной паренхимы. Ксилемная часть мелких жилок представлена 1 вакуолизированной, с хлоропластами клеткой ксилемной паренхимы и расположенными над ней 1—3 трахеальными элементами.

Клетки-посредники (табл. I, *а*) — самые крупные в жилке, они в несколько раз превосходят по диаметру ситовидные трубки. В них преобладает цитозоль, имеющий умеренную электронную плотность. Частота распределения свободных полисом невысокая. Парциальный объем митохондрий, имеющих частые, слегка расширенные кристы и располагающихся в основном на периферии клетки, небольшой. Пластиды — очень редкие и мелкие (немногим крупнее митохондрий) лейкопласты (табл. I, *б*), которые могут накапливать крахмал. Пероксисомы не обнаружены.

Гранулярный ретикулум представлен единичными короткими цистернами. Аппарат Гольджи не активен: диктиосомы, состоящие из 4—5 цистерн, встречаются на немногих срезах клеток посредников, при этом секреторные пузырьки практически отсутствуют. Одной из специфических черт ультраструктуры посредников являются многочисленные мелкие вакуоли неправильной формы (табл. I, *б*), являющиеся, вероятно (Гамалей, 1990), сечениями единой системы агранулярного эндоплазматического ретикулума. Эти «вакуоли», распределенные равномерно в цитоплазме, придают посредникам весьма своеобразный облик. Но наиболее характерная черта посредников, связанная с их предполагаемой ролью в загрузке флоэмы ассимилятами, — наличие многочисленных плазмодесм в общей стенке с клетками обкладки. Плазмодесмы располагаются большими (на срезе по 10 и более) группами в утолщенных участках оболочки — плазмодесменных полях (табл. I, *в*). Ветвления плазмодесм от срединной пластинки не происходит. В стенках между паренхимными клетками жилок плазмодесменные поля не образуются, плазмодесмы обычно одиночные, редкие.

Обычные клетки-спутники по диаметру заметно мельче посредников, но крупнее ситовидных трубок. От посредников помимо меньшего размера обычные спутники отличаются значительно большей вакуолизацией (на срезах некоторых из них видна центральная вакуоль), отсутствием системы ретикулярных «вакуолей» и несколько сильнее развитым гранулярным ретикулумом. Как и у посредников, связь с ситовидными трубками осуществляется через ветвистые плазмодесмы со стороны спутника, сливающиеся с ситовидными канальцами на стороне трубки.

Клетки флоэмной паренхимы содержат центральную вакуоль и узкий слой постенной цитоплазмы, в котором располагаются редкие мелкие хлоропласты (иногда с крахмальными зернами), митохондрии такой же структуры, как и в спутниках, но значительно менее многочисленные. Цистерны гранулярного ретикулума встречаются чаще, аппарат Гольджи более активен (судя по присутствию мелких секреторных пузырьков). Цитозоль прозрачный, свободные рибосомы довольно редкие.

Ситовидная трубка адаксиальной флоэмы более широкая, чем абаксиальные ситовидные трубки. Ее спутник по ультраструктуре (тонкий слой постенной цитоплазмы, хлоропласты) подобен клеткам флоэмной паренхимы абаксиальной флоэмы. Плазмодесмы в общей стенке с клетками обкладки в адаксиальной флоэме не обнаружены.

Нектарник. Проводящая система состоит из крупных полных (с ксилемой) биколлатеральных пучков, более тонких флоэмных тяжей и отходящих от них флоэмных терминалий, пронизывающих секреторную ткань нектарника. Клетки проводящей системы погружены в секреторную ткань.

Характерная особенность крупных пучков — преобладание в них клеток флоэмной паренхимы. В полных пучках менее развитая флоэма состоит из 1—2 ситовидных элементов, 1 обычного спутника, иногда одного посредника и 10—15 клеток флоэмной паренхимы. Два трахеальных элемента со спиральными вторичными утолщениями отделены друг от друга клетками паренхимы. Более развитая флоэма биколлатеральных пучков включает расположенные на периферии пучка и собранные в группы по 2—4 ситовидные трубки, с которыми чаще всего связаны 1—2 обычных спутника. У некоторых групп дифференцируются 1 (табл. II, *а*), реже 2 клетки посредника. Число групп варьирует от 2—3 до 8. Эти группы окружены клетками флоэмной паренхимы, число которых достигает нескольких десятков. Ситовидные трубки могут контактировать и с секреторными клетками. Клетки-посредники с секреторными клетками не контактируют (табл. II, *а*).

Периметр срезов клеток посредников мелких жилок листа
и разных типов клеток крупных пучков нектарника
цветка *Cucumis sativus*, мкм

Тип клеток	Периметр
Посредники листа	28.0 ± 3.9
Посредники нектарника	26.0 ± 3.5
Ситовидные трубки	13.7 ± 1.4
Обычные клетки спутники	11.6 ± 1.8
Клетки флоэмной паренхимы	25.9 ± 3.4
Секреторные клетки	43.6 ± 6.0

В крупных пучках клетки флоэмной паренхимы крупнее ситовидных элементов (см. таблицу), посредники равны им, а также посредникам мелких жилок листа. Обычные клетки-спутники имеют практически такой же небольшой диаметр, как и ситовидные трубки (табл. II, *а*). По ультраструктуре посредники, обычные клетки-спутники и клетки флоэмной паренхимы крупных пучков нектарников весьма похожи друг на друга и на секреторные клетки. Это очень слабая вакуолизация, высокая насыщенность полисомами и митохондриями с частыми обычно везикулярными кристами, цитозоль умеренной электронной плотности, довольно многочисленные диктиосомы почти без пузырьков и короткие цистерны гранулярного ретикулума умеренной частоты распределения. Основное отличие от секреторных клеток состоит в структуре пластид — крупных амилопластов, заполненных многочисленными (до 20 на срез органеллы) крахмальными зернами в секреторных клетках, и небольших лейкопластов, содержащих 1—5 мелких зерен в клетках пучков (табл. II, *а*). Посредники, помимо своего размера, выделяются тем, что многочисленные мелкие вакуоли в них собраны в 1—2 компактные группы.

Флоэмные терминали по составу клеток варьируют. Они могут состоять из 1—2(3) ситовидных трубок, 1 обычной клетки-спутника и 3—9 клеток флоэмной паренхимы. Часто последние замещаются секреторными клетками, которые контактируют с ситовидными трубками и образуют плазмодесмы в общей стенке между ними. Секреторные клетки могут замещать всю флоэмную паренхиму; в этом случае флоэмный тяж будет представлен всего 1—2 ситовидными трубками и 1 обычным спутником, при этом на большем протяжении трубки контактируют с секреторными клетками (табл. II, *б*). Клетки-посредники в терминальных тяжах не образуются. Как и в более крупных пучках, спутники имеют такой же небольшой диаметр, как и ситовидные трубки. Ультраструктура спутников и клеток флоэмной паренхимы терминальных тяжей такая же, как и в крупных пучках нектарника. Флоэмные терминали не доходят всего несколько клеток до эпидермы.

Симплазматические связи между клетками пучков нектарника и секреторными клетками (если последние не контактируют с ситовидными трубками) представлены, как правило, одиночными неразветвленными плазмодесмами, число которых составляет 1.3 ± 0.2 на 1 мкм^2 площади их смежных стенок. Практически такая же небольшая частота плазмодесм (1.1 ± 0.2 на 1 мкм^2) характерна для секреторных клеток, находящихся на удалении от проводящих пучков. Лишь в полных пучках у клеток-посредников с утолщенными стенками иногда можно встретить не одиночные плазмодесмы, а небольшие (из 3—5 вильчато разветвленных плазмодесм) плазмодесменные поля. Ситовидные трубки имеют типичную симплазматическую связь не только со спутниками, но и с клетками флоэмной паренхимы и секреторными клетками нектарника.

Лист. Мелкие жилки у этого вида снабжены хлоренхимной обкладкой. Флоэма жилки чаще всего включает 2—4 контактирующие друг с другом ситовидные трубки, 3—4 клетки-спутника, которые примыкают к обкладке, и 0—2 клетки флоэмной паренхимы. Ксилема состоит из 2—3 сосудов и 1—2 сильно вакуолизированных, с хлоропластами, клеток ксилемной паренхимы, отделяющей нижний сосуд от флоэмной части пучка. 2 клетки-спутника, расположенные на флангах жилки, имеют структуру клеток посредников: наибольший диаметр и наличие крупных плазмодесменных полей в общей стенке с клетками обкладки с огромным числом плазмодесм. Последние ветвятся по обеим сторонам от срединной пластинки, но значительно сильнее со стороны посредника (табл. III, *а*). В стенке между обычными клетками-спутниками и обкладкой плазмодесм мало и ветвятся они слабо. Небольшие плазмодесменные поля встречаются в стенках между всеми паренхимными клетками жилки.

Преобладающим клеточным компонентом посредников является цитозоль умеренной электронной плотности и с невысокой концентрацией в нем свободных полисом. Вакуолярные расширения элементов агранулярного ретикулума встречаются в посредниках не всех жилок, там, где их нет, образуются несколько довольно крупных вакуолей, ограниченных тонопластом неправильного контура. Цистерны гранулярного ретикулума встречаются редко. Аппарат Гольджи умеренно активен. Содержание митохондрий, рассеянных по цитозолю, небольшое, кристы в них длинные, узкие и частые. Пластиды представляют собой мелкие лейкопласты, которые встречаются лишь на немногих срезах клеток. Обычные клетки-спутники, помимо меньшего размера, отличаются от посредников большей вакуолизацией и более светлым цитозолем. Клетки флоэмной паренхимы часто содержат центральную вакуоль, цитозоль их прозрачный.

По структуре в целом мелкие жилки листа *Lamium album* весьма похожи на таковые других представителей семейства — *Coleus blumei* (Fisher, 1986) и *Ajuga reptans* (Hoffmann-Thoma et al., 2001).

Нектарник. Проводящая система состоит из расположенных в абаксиальной части нектарника полных проводящих пучков и отходящих от них в сторону адаксиальной поверхности тонких флоэмных тяжей. Тяжи пронизывают верхнюю часть нектарника и оканчиваются слепо, не доходя 3—4 клетки до эпидермы. Абаксиальные проводящие пучки погружены в секреторную ткань. Клетки-посредники не дифференцируются. Клетки-спутники содержат светлый цитозоль с небольшим числом свободных полисом. В клетках флоэмной паренхимы полных пучков цитозоль темный, свободных полисом больше. Флоэмные тяжи включают небольшие (из 2—3) группы ситовидных трубок и симплазматически связанные с ними вытянутые клетки-спутники. Они имеют такие же длину и диаметр, как и ситовидные элементы. В состав терминальной флоэмы нектарников могут входить также клетки флоэмной паренхимы (табл. III, *б*). Часто на большом протяжении ситовидные трубки контактируют с секреторными клетками, отличающимися от спутников и клеток флоэмной паренхимы значительно большей величиной. По ультраструктуре все эти 3 типа клеток довольно сходны (часто расположенные митохондрии и полисомы, плотный цитозоль, мало активный аппарат Гольджи). Различие между ними состоит в развитии трубчатого агранулярного ретикулума только в секреторных клетках.

Симплазматические связи клеток терминальной флоэмы нектарников друг с другом и с секреторными клетками представлены небольшими (по 3—6) группами плазмодесм (табл. III, *в*) и одиночными плазмодесмами. Плазмодесмы обычно не ветвистые. Хотя частота их встречаемости заметно выше, чем у предыдущего вида, она значительно ниже, чем в клетках мелких жилок листьев.

Salix caprea

Лист. Мелкие жилки окружены паренхимной обкладкой с центробежным распределением хлоропластов, которые имеют такую же ультраструктуру, как и хлоропласты мезофилла. В центральной вакуоли — танины. В типичном случае на поперечном срезе жилка состоит из 2—3 трахеальных элементов (сосудов) на адаксиальной стороне, 3—5 клеток ксилемной паренхимы, 2—3 ситовидных элементов и такого же числа клеток-спутников, 4—6 клеток флоэмной паренхимы. Часть спутников контактирует с клетками обкладки. Клетки-посредники не дифференцируются. Все клетки жилки содержат довольно толстые оболочки.

Клетки-спутники, в 2 раза превышающие по ширине ситовидные элементы, почти не вакуолизированы. В них преобладает цитозоль, имеющий умеренную электронную плотность. Частота свободных полисом также умеренная (табл. IV, *а*), сходная с таковой клеток мезофилла. Митохондрий относительно немного, кристы в них расположены чаще, чем в клетках мезофилла. Пластиды — единичные мелкие бескрахмальные лейкопласты или хлоропласты, также не накапливающие крахмал и содержащие довольно слабо развитую тилакоидную систему из мелких гран без периферического ретикулума. Эндоплазматический ретикулум спутников представлен немногочисленными гранулярными цистернами. Диктиосомы и секреторные пузырьки встречаются редко.

Клетки флоэмной паренхимы отличаются от спутников большей величиной, более сильной вакуолизацией (иногда образуется центральная вакуоль с танинами), несколько более светлым цитозолем, более активной эндомембранной системой, более крупными обычно крахмалоносными хлоропластами с сильнее развитой тилакоидной системой.

Симпласматические связи представлены редкими, но довольно крупными плазмодесменными полями, содержащими от 3 до 10 на срезе иногда вильчато (от срединного «узелка») ветвящихся плазмодесм (табл. IV, *б*). Плазмодесменные поля встречаются с одинаковой, довольно небольшой частотой в стенках между всеми клетками жилки и между ними и клетками обкладки. При этом более крупные поля характерны для стенок между ситовидными трубками и спутниками и между последними и клетками обкладки.

Нектарник. Как видно на поперечном срезе, в центре нектарника, имеющего более или менее цилиндрическую форму, проходит погруженный в секреторную ткань флоэмный тяж, состоящий из 4—6 ситовидных элементов, окруженных 3—5 клетками-спутниками и 8—14 клетками флоэмной паренхимы. При этом, как правило, спутники и ситовидные элементы не контактируют с секреторными клетками. По диаметру спутники имеют такой же размер, как и ситовидные элементы, или они несколько крупнее. Длина их такая же небольшая (20—30 мкм), как и длина ситовидных элементов. Клетки флоэмной паренхимы крупнее клеток-спутников, но заметно мельче секреторных клеток. По ультраструктуре клетки-спутники практически не отличаются от клеток флоэмной паренхимы, но резко отличаются от клеток секреторной ткани. И те, и другие почти не вакуолизированы и бедны органеллами — митохондриями и пластидами, тогда как секреторные клетки обычно содержат крупную вакуоль и многочисленные митохондрии. В спутниках и флоэмной паренхиме преобладает довольно светлый цитозоль, плотность распределения свободных рибосом в котором такая же высокая, как и в секреторных клетках. Пластиды — мелкие бескрахмальные хлоропласты с редуцированной тилакоидной системой, заметным периферическим ретикулумом и довольно крупными пластоглобулами. Митохондриальные кристы редкие и короткие. Эндоплазматический ретикулум представлен небольшим числом коротких гранулярных цистерн, в то время как секреторные клетки отличаются сильно развитой системой агранулярных трубочек. Диктиосомы и пузырьки в клетках пучковой паренхимы встречаются редко.

Симплазматические связи между клетками флоэмного тяжа и между клетками флоэмной паренхимы и секреторной тканью представлены одиночными плазмодесмами или небольшими (по 2—5) их группами (табл. IV, *в*). Плазмодесмы обычно не ветвятся. Частота их между клетками флоэмного тяжа и между ними и секреторными клетками составляет 1.6 ± 0.1 на 1 μm^2 стенки клеток, что не намного выше, чем частота плазмодесм между секреторными клетками (1.4 ± 0.1).

Prunus padus

Лист. Для клеток паренхимной обкладки проводящих пучков характерны наличие таниновых включений в центральной вакуоли и центробежное распределение хлоропластов, имеющих ультраструктуру, сходную с таковой клеток мезофилла. Мелкие жилки чаще всего состоят из 2—3 трахеальных элементов, 2—3 клеток ксилемной паренхимы, 2—4 ситовидных трубок, 3—6 клеток-спутников и 4—7 клеток флоэмной паренхимы (табл. IV, *г*). Посредников нет. Большинство клеток спутников отделено от обкладки флоэмной паренхимой (табл. IV, *г*). Спутники имеют в 1.5—2 раза больший диаметр, чем ситовидные трубки. Клетки флоэмной паренхимы еще крупнее, но мельче, чем клетки мезофилла. Спутники вакуолизированы по-разному: слабо (имеют на срезе 2—3 мелкие вакуоли) или сильно (5—7 вакуолей), содержат плотный цитозоль с частыми полисомами (в мезофилле — светлый, хотя частота рибосом такая же высокая). Пластиды — редкие мелкие лейкопласты с группами небольших пластоглобул. Митохондрии встречаются умеренно часто, кристы в них многочисленные и длинные (в отличие от коротких, везикулярных более редких митохондриальных крист мезофилла). Эндомембранная система довольно активна. Эндоплазматический ретикулум имеет вид гранулярных цистерн, вытянутых по длине клетки. Диктиосомы и секреторные пузырьки нередки.

Клетки флоэмной паренхимы содержат центральную вакуоль и широкий слой постенной цитоплазмы, полисомы редкие (в отличие от спутников), цитозоль прозрачный. Вместо лейкопластов клеток-спутников образуются более крупные обычно бескрахмальные хлоропласты с хорошо развитой тилакоидной системой. Митохондрии и элементы эндомембранной системы встречаются редко.

Плазмодесмы собраны в частые плазмодесменные поля, иногда занимающие значительную часть стенки клетки. Число плазмодесм на срезе поля достигает 12—15. Большинство их от срединной пластинки вильчато ветвится. По глазомерной оценке, суммарная частота плазмодесм между всеми клетками жилки и между ними и обкладкой одинаково высокая. Плазмодесменные поля такого же размера образуются между клетками мезофилла.

Нектарник. Нектарник содержит несколько довольно крупных пучков, лишь в основании полных, а на большем протяжении неполных, флоэмных. Пучки в секреторную ткань не проникают, оканчиваются в основной сильно вакуолизированной паренхиме нектарника. В пучках преобладают паренхимные клетки, ситовидные трубки располагаются в центре пучка группами по 5—10. Паренхимные клетки, превышающие их по диаметру, относятся к двум типам: невакуолизированные клетки-спутники, располагающиеся внутри пучка, и значительно чаще встречающиеся клетки флоэмной паренхимы с центральной вакуолью.

Клетки-спутники содержат плотный цитозоль с высокой концентрацией полисом, многочисленные митохондрии с длинными частыми кристами, обильный гранулярный эндоплазматический ретикулум, довольно активный аппарат Гольджи, хлоропласты или бескрахмальные лейкопласты с трубчатым комплексом и расширенными тилакоидами, заполненными темным веществом.

Клетки флоэмной паренхимы характеризуются наличием светлого цитозоля, частых полисом, малым числом митохондрий и цистерн гранулярного ретикулума, неактивным аппаратом Гольджи и довольно многочисленными хлоропластами обычно с крахмальными зернами.

Плазмодесмы многочисленные, собраны в частые плазмодесменные поля (табл. IV, *д*). На срезе одного поля насчитывается 5—20 плазмодесм, обычно ветвистых.

Nepenthes khasiana

Лист. В хлоренхимной обкладке мелких жилок хлоропласты, содержащие 1—2 крупных крахмальных зерна, обычно располагаются центробежно. Как видно на поперечном срезе, мелкие жилки обычно состоят из 1—3 трахеальных элементов (сосудов), 2—3 клеток ксилемной паренхимы, 2—5 ситовидных трубок, окруженных таким же числом клеток-спутников, и 6—7 клеток флоэмной паренхимы (табл. V, *а*). Встречаются и чисто ксилемные (из одних трахеальных элементов) окончания проводящих пучков.

Клетки-спутники обычно не соприкасаются с обкладкой. По диаметру они заметно крупнее ситовидных трубок и характеризуются слабой вакуолизацией, преобладанием цитозоля низкой электронной плотности с очень небольшой концентрацией свободных полисом. Содержание митохондрий невысокое, кристы в них короткие довольно частые. Пластиды — очень редкие бескрахмальные лейкопласты, содержащие группы пластоглобул и единичные тилакоиды. Эндоплазматический ретикулум состоит из небольшого числа длинных агранулярных цистерн с локальными вакуолярными расширениями. Около единично встречающихся диктиосом иногда можно видеть транс-Гольджи-ретикулум и окаймленные пузырьки.

Клетки флоэмной паренхимы обычно содержат центральную вакуоль, реже несколько крупных вакуолей, часто с включениями танинов. Пластиды — редкие мелкие хлоропласты с высоким уровнем накопления пластоглобул, иногда с мелким крахмальным зерном, иногда лейкопласты. Цитозоль еще более светлый, чем в клетках-спутниках. Вакуолярный ретикулум отсутствует. По остальным характеристикам описываемые типы пучковой паренхимы весьма близки.

Паренхимные элементы мелких жилок связаны друг с другом и с обкладкой довольно многочисленными (до 12 на срезе жилки) ветвистыми плазмодесмами, сосредоточенными в виде плазмодесменных полей (табл. V, *б*) различного размера.

Нектарники. Нектарники представляют собой железистые трихомы и встречаются на нижней поверхности крышки и в перистоме ловчих кувшинов. Установлено, что независимо от того, где находится нектарник (в крышке или перистоме), к каждому из них близко подходит (отделено от барьерных клеток трихом всего 1—2 клетками паренхимы) ответвление от крупного пучка. Хлоренхимная обладка пучков не выражена. От сосудов крупных пучков в сторону нектарников отходят одиночные или парные крупные трахеальные элементы. Мелкие пучки полные, сходные по составу независимо от того, снабжают ли они нектарники крышки или нектарники перистома. Они состоят из 1 узкого трахеального элемента, 1 клетки ксилемной паренхимы, 3—8 ситовидных трубок, 3—9 спутников и 3—6 клеток флоэмной паренхимы. Пучки окружены несплошной склеренхимной обкладкой из живых волокон с тонкими вторичными оболочками.

Клетки-спутники обычно крупнее по диаметру ситовидных трубок. В них преобладает светлый цитозоль с небольшим числом полисом. Они содержат также несколько довольно крупных вакуолей (табл. V, *в*). Митохондрии обычно встречаются чаще, чем в спутниках пластинки листа. Кристы в них короткие многочисленные. Пластиды — редкие мелкие удлиненные бескрахмальные лейкопласты с одиночными тилакоидами и группой пластоглобул. Эндоплазматический ретикулум состоит из небольшого числа агранулярных цистерн с вакуолярными расширениями. В клетках-спутниках перистома эндоплазматический ретикулум развит сильнее: помимо вакуолярного встречаются также цистерноидный гранулярный ретикулум и трубчатый агранулярный. Аппарат Гольджи во всех спутниках состоит из очень редких диктиосом почти без пузырьков.

Клетки флоэмной паренхимы содержат несколько крупных или (чаще) одну центральную вакуоль, иногда с глобулами фенольных соединений. Цитозоль прозрачный, рибосомы редкие. Содержание и структура митохондрий мало отличаются от таковых в клетках-спутниках. Пластиды — редкие бескрахмальные хлоропласты со слабо развитой (рудиментарной) тилакоидной системой (в отличие от довольно крупных хлоропластов мезофилла кувшина). Эндоплазматический ретикулум слабо развит. Редкие диктиосомы почти не продуцируют секреторных пузырьков.

Симплазматические связи клеток пучков нектарников друг с другом и с клетками мезофилла кувшина представлены довольно многочисленными (до 20 на срезе пучка) одиночными или собранными в небольшие плазмодесменные поля (табл. V, *г*) простыми или ветвистыми плазмодесмами. По глазомерной оценке, частота плазмодесм не зависит от типа клеток, которые они связывают.

Обсуждение

Мелкие жилки листьев у исследованных в настоящей статье видов растений по многим признакам структуры близки к другу и отличаются от жилок апопластических видов, исследованных ранее (Васильев, Котеева, 2004). Это прежде всего большая частота плазмодесм, что находится в соответствии с предполагаемым симпластическим характером загрузки ситовидных трубок мелких жилок фотоассимилятами. Плазмодесмы располагаются в плазмодесменных полях — специализированных, утолщенных зонах оболочки. При этом плазмодесмы, как и у других симпластических видов (Гамалей, 1990; Hoffmann-Thoma et al., 2001 Turgeon et al., 2001), обычно ветвятся от срединной пластинки (исключение — *Cucumis sativus* и др.). У *C. sativus* и *Lamium album* плазмодесменные поля сосредоточены в стенке между клетками хлоренхимной обкладки жилок и специализированными клетками-спутниками—посредниками, тогда как у остальных видов, не образующих посредников, они распределены более или менее равномерно в стенках между всеми клетками. Объяснить это различие можно тем, что основной транспортной формой сахаров у растений с клетками-посредниками является не сахароза, как у большинства других, а олигосахариды раффинозного ряда (Гамалей, 1990, 2000; Turgeon, 2000; Hoffmann-Thoma et al., 2001). У *Cucumis sativus* в отличие от *Lamium album* и других растений, имеющих мелкие жилки с клетками-посредниками, включая других представителей сем. *Cucurbitaceae* (Turgeon et al., 1975; Schmitz et al., 1987; Turgeon, Hepler, 1989), плазмодесмы между посредниками и обкладкой не ветвятся и диаметр их по направлению к обкладке не увеличивается. Специфическая ультраструктура посредников, включающая помимо распределения плазмодесм наличие вакуолярного эндоплазматического ретикулума, и вызвана тем, что именно в них из диффундирующей из обкладки сахарозы синтезируются специфические олигосахариды (Turgeon, 2000). Поэтому другие типы клеток в загрузке флоэмы принимают незначительное участие. У остальных же растений в симплазматическом транспорте сахаров при загрузке их в ситовидные трубки участвуют все типы клеток. При этом суммарная частота плазмодесм у растений с жилками без клеток посредников может быть выше, чем у растений с посредниками, как это имеет место, например, у *Prunus padus*.

Как и у апоплазматических растений, у исследованных симплазматических видов клетки-спутники (особенно клетки-посредники) значительно превышают по диаметру ситовидные трубки, однако число спутников на поперечном срезе жилок больше числа трубок лишь у *Prunus padus*, у остальных оно или равно числу трубок (*Lamium album*, *Salix caprea*, *Nepenthes khasiana*) или меньше него (*Cucumis sativus*). У апоплазматических видов их было в 1.5—3 раза больше, чем трубок. При этом спутники могут и не контактировать с клетками обкладки (*P. padus*, *N. khasiana*).

Преобладающим компонентом цитоплазмы спутников является цитозоль, характеризующийся умеренной или низкой электронной плотностью и частотой свободных полисом, что отличает их от спутников апоплазматических видов с их весьма плотным цитозолем и очень частыми полисомами. Эти же характеристики цитозоля присущи и другим исследованным симплазматическим видам — *Coleus blumei* (Fisher, 1986) и *Ajuga reprtans* (Hoffmann-Thoma et al., 2001). Лишь у *Prunus padus* цитозоль в спутниках плотный, полисомы частые. Другое отличие от спутников апоплазматических видов — очень редкие и мелкие обычно бескрахмальные лейкопласты, а не крупные хлоропласты. Лишь в немногих клетках *Salix caprea* наряду с лейкопластами встречаются мелкие хлоропласты с рудиментарной тилакоидной системой. Связать обнаруженные различия ультраструктуры клеток-спутников у симплазматических и апоплазматических видов с предполагаемыми различиями механизма поступления ассимилятов в ситовидные трубки пока невозможно. Хотя насыщенность цитоплазмы митохондриями значительно ниже, чем у апоплазматических видов, парциальный объем их по глазомерной оценке такой же. Исключение составляет *Nepenthes khasiana*, где митохондрий мало. Эндомембранная система спутников (кроме листьев *Prunus padus*) неактивная.

Клетки флоэмной паренхимы мелких жилок четко отличаются от клеток-спутников более сильной вакуолизацией, более светлым цитозолем, более активной эндомембранной системой (исключение *P. padus*), наличием мелких хлоропластов.

Нектарники содержат мелкие проводящие пучки, состоящие (кроме *Nepenthes khasiana*) только из флоэмы, и крупные пучки, включающие и ксилему (кроме *Salix caprea*). Для терминальной флоэмы нектарников *Cucumis sativus* и *Lamium album* — растений, образующих клетки-посредники в жилках листьев, характерны уменьшение числа клеток-спутников и отсутствие клеток-посредников, что свидетельствует об уменьшении роли спутников. У этих растений с ситовидными трубками на значительном протяжении контактируют секреторные клетки с образованием симплазматических связей между ними. Для остальных исследованных видов число спутников в терминальной флоэме нектарников превышает таковое в мелких жилках, однако спутники (как и ситовидные трубки) находятся в глубине флоэмы и не контактируют с секреторными клетками. Как и в терминальной флоэме, у *L. album* в крупных пучках клетки-посредники также отсутствуют. У *C. sativus* они могут дифференцироваться, при этом выделяются среди других клеток пучка лишь по большему размеру и наличию групп мелких вакуолей. Они имеют более активный облик (более насыщены митохондриями, рибосомами и цистернами гранулярного ретикулума), чем посредники листа, и сходны по ультраструктуре с секреторными клетками. В нектарнике клетки-посредники не выполняют функцию синтеза олигосахаридов, поскольку в нектаре представителей сем. *Cucurbitaceae* эти сахара отсутствуют (Ashworth, Galetto, 2002). Роль их неясна.

В нектарниках растений, у которых терминальная флоэма погружена в секреторную ткань (*Cucumis sativus*, *Lamium, album* и *Salix caprea*), клетки-спутники имеют такой же небольшой диаметр, как и ситовидные трубки. У *Prunus padus* и *Nepenthes khasiana*, проводящая система которых оканчивается в выполняющей ткани нектарников, спутники заметно крупнее ситовидных элементов.

Как и у апоплазматических видов, клетки-спутники и клетки флоэмной паренхимы в терминальной флоэме нектарников исследованных растений отличаются по ультраструктуре от этих типов клеток в мелких жилках листьев. При этом в нектарниках *Cucumis sativus*, *Lamium album* и *Salix caprea* различия между 2 типами пучковой паренхимы сглаживаются. У первых 2 видов эти клетки подобны окружающим их секреторным клеткам. Отличие от секреторных клеток заключается лишь в том, что у *C. sativus* в паренхиме образуются не крупные амилопласты, заполненные многочисленными крахмальными зернами, а небольшие лейкопласты с 1—5 мелкими зернами. У *L. album* в клетках флоэмы отсутствует трубчатый агранулярный ретикулум, характерный для секреторных клеток. Сходство с секреторными клетками может указывать на то, что клетки пучковой паренхимы у этих 2 видов участвуют не только в пассивном переносе ассимилятов из ситовидных трубок в секреторные клетки по симплазме, но и в образовании нектара и активном транспорте его компонентов в апоплазму. Однако вклад клеток терминальных пучков в эти процессы небольшой, учитывая небольшое число этих клеток по сравнению с секреторными. У *S. caprea* паренхимные элементы пучка нектарника вряд ли участвуют в выделении компонентов нектара в апоплазму, несмотря на то, что число их даже выше, чем в мелких жилках листьев. На это указывает их неактивный облик (особенно небольшое число митохондрий и слабо развитые кристы в них), что резко отличает их от секреторных клеток.

У *Prunus padus* и *Nepenthes khasiana* в отличие от видов с терминальной флоэмой, расположенной в секреторной ткани, ультраструктурные различия клеток-спутников и клеток флоэмной паренхимы в нектарниках сохраняются. Как в листовой пластинке, так и в нектарниках клетки-спутники выглядят активными по сравнению с неактивной флоэмной паренхимой. При этом в нектарниках (особенно у *N. khasiana*) спутники даже более активны, чем в листе. Их функция может состоять в активном поглощении из апоплазмы ассимилятов, теряемых транспортной флоэмой.

Характерной особенностью проводящей системы нектарников большинства исследованных в данной работе симплазматических видов является значительное снижение по сравнению с мелкими жилками листьев частоты встречаемости плазмодесм в стенках между клетками пучков и секреторными клетками. По литературным данным, эта частота между клетками-спутниками и обкладки мелких жилок листьев колеблется от 6.1 (*Populus deltoides*: Russin, Evert, 1985b) до 60 (*Fraxinus or-*

nus: Гамалей, 1990) на 1 мкм^2 их общей стенки. В то же время в нектарниках *Salix caprea*, растения, входящего в то же сем. *Salicaceae*, что и *Populus*, среднее число плазмодесм составляет всего, по данным настоящей работы, 1.6 на 1 мкм^2. У *Cucurbita*, близкого к исследованному в настоящей работе роду *Cucumis*, в листе средняя частота плазмодесм составляет 49 на 1 мкм^2 (Гамалей, 1990) против 1.3 в нектарниках огурца. К тому же в нектарниках плазмодесменные поля — характернейший признак мелких жилок листьев симплазматических по загрузке видов — обычно не образуются. Резкое (в разы) по сравнению с листьями уменьшение частоты плазмодесм в нектарниках, вероятно, объясняется тем, что подобно растениям с апопластической загрузкой, имеющим небольшую частоту плазмодесм в листе, в нектарниках происходит активный трансмембранный перенос сахаров, но не клетками-спутниками, а секреторными клетками (Васильев, 2003). Благодаря активной откачке компонентов нектара в апоплазму скорость диффузии по симплазме возрастает, что обеспечивает их транспорт через сравнительно небольшое число плазмодесм.

Однако у тех растений (*Prunus padus*, *Nepenthes khasiana*), у которых проводящие пучки, включая терминальную флоэму, не проникают в секреторную ткань нектарника, частота плазмодесм в них не снижается по сравнению с мелкими жилками листовых пластинок, плазмодесменные поля и ветвистость плазмодесм сохраняются. Так, из исследованных в данной работе видов максимальная частота плазмодесм характерна для нектарников *P. padus* (по глазомерной оценке, она такая же высокая, как и в листовой пластинке). Сохранение большой частоты плазмодесм и плазмодесменных полей у этих видов может объясняться значительной удаленностью терминальной флоэмы нектарников от аттрагирующего центра — секреторной ткани. Эти данные находятся в резком контрасте с данными по *Gossypium* sp. (Wergin et al., 1975) о чрезвычайно низкой частоте плазмодесм между клетками флоэмы под трихомными нектарниками этого растения.

Таким образом, данные сравнительного анализа ультраструктуры флоэмы листьев и нектарников не свидетельствуют о ее активной роли в разгрузке ассимилятов как у симплазматических, так и у апоплазматических (Васильев, Котеева, 2004) растений. В обеспечении сплошного потока ассимилятов по ситовидным трубкам к нектарникам основная роль принадлежит секреторным клеткам.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 1—8.

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Сравнительный анализ структуры проводящей системы нектарников и мелких жилок листьев. 1. «Апоплазматические» виды // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1537—1553.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Динамика клеточных компонентов тканей листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) в ходе жизненного цикла. 1. Апикальная меристема побега // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 7. С. 1—17.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 34—49.

Ashworth L., Galetto L. Differential nectar production between male and female flowers in a wild cucurbit: *Cucurbita maxima* ssp. *andreana* (*Cucurbitaceae*) // Can. J. Bot. 2002. Vol. 80. N 11. P. 1203—1208.

Fisher D. G. Ultrastructure, plasmodesmatal frequency and solute concentration in green areas of variegated *Coleus blumei* leaves // Planta. 1986. Vol. 169. N 2. P. 141—152.

Hoffmann-Thoma G., van Bel A. J. E., Ehlers K. Ultrastructure of minor vein phloem and assimilate export in summer and winter leaves of the symplasmically loading evergreens *Ajuga reptans*, *Aucuba japonica* and *Hedera helix* // Planta. 2001. Vol. 212. N 2. P. 231—242.

Knop C., Voitsekhovskaja O., Lohaus G. Sucrose transporters in two members of the *Scrophulariaceae* with different types of transport sugar // Planta. 2001. Vol. 213. N 1. P. 80—91.

Lackney V. K., Sjolund R. D. Solute concentrations of the phloem and parenchyma cells present in squash callus // Plant Cell Environ. 1991. Vol. 14. N 2. P. 213—220.

Madore M. A., Webb J. A. Leaf free space analysis and vein loading in *Cucurbita pepo* // Canad. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 11. P. 2550—2557.

Russin W. A., Evert R. F. Studies on the leaf of *Populus deltoides* (*Salicaceae*): quantitative aspects, and solute concentrations of the sieve tube members // Amer. J. Bot. 1985a. Vol. 72. N 4. P. 487—500.

Russin W. A., Evert R. F. Studies on the leaf of *Populus deltoides* (*Salicaceae*): ultrastructure, plasmodesmatal frequency and solute concentration // Amer. J. Bot. 1985b. Vol. 72. N 8. P. 1232—1247.

Schmitz K., Cuypers B., Moll M. Pathway of assimilate transfer between mesophyll cells and minor veins in leaves of *Cucumis melo* // Planta. 1987. Vol. 171. N 1. P. 19—29.

Turgeon R. Plasmodesmata and solute exchange in the phloem // Austral. J. Plant Physiol. 2000. Vol. 27. N 6. P. 521—529.

Turgeon R., Hepler P. K. Symplastic continuity between mesophyll and companion cells in minor veins of mature *Cucurbita pepo* leaves // Planta. 1989. Vol. 179. N 1. P. 24—31.

Turgeon R., Medville R. The absence of phloem loading in willow leaves // Proceed. Nation. Acad. Sci. USA. 1998. Vol. 95. N 20. P. 12 055—12 060.

Turgeon R., Medville R., Nixon K. C. The evolution of minor vein phloem and phloem loading // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. N 8. P. 1331—1339.

Turgeon R., Webb J. A., Evert R. F. Ultrastructure of minor veins in *Cucurbita pepo* leaves // Protoplasma. 1975. Vol. 83. N 3. P. 217—232.

Wergin W. P., Elmore C. D., Hanny B. W., Ingber B. F. Ultrastructure of the subglandular cells from the foliar nectaries of cotton in relation to the distribution of plasmodesmata and the symplastic transport of nectar // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 8. P. 842—849.

SUMMARY

There are numerous usually forked plasmodesmata in minor veins of leaves of all five species investigated. The plasmodesmata are in groups of various sizes on the plasmodesmatal fields, the specialized portion of the cell wall. In *Cucumis sativus* and *Lamium album* the plasmodesmatal fields are concentrated in the cell wall between the intermediary cells and bundle sheath cells, whereas in *Salix caprea*, *Prunus padus* and *Nepenthes khasiana* they are distributed evenly among all cell types. In nectaries except for those of the latter species, there are only phloem bundles with no intermediary cells in the terminal phloem. The plasmodesmatal frequencies between the cells of the terminal phloem and between those and secretory cells in *Cucumis sativus*, *Lamium album* and *Salix caprea* are low and no plasmodesmatal fields are typically formed. The comparative analysis of phloem ultrastructure in leaves and nectaries does not indicate its active role in the unloading of assimilates in symplasmic plants. The assimilate mass flow through the sieve tubes to the nectaries is provided by the secretory cells.

УДК 630*161 : 582.475.4

© Т. А. Сазонова, Л. К. Кайбияйнен, С. В. Колосова

ДИАГНОСТИКА ВОДНОГО РЕЖИМА *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

T. A. SAZONOVA, L. K. KAIBIYAINEN, S. V. KOLOSOVA.

DIAGNOSTICS OF WATER REGIME OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

Институт леса КарНЦ РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: tatjana.sazonova@krc.karelia.ru

Поступила 11.11.2004

В течение ряда вегетационных периодов исследовали показатели водного обмена (водные потенциалы побегов, скорости водных потоков по ксилеме, интенсивность транспирации) деревьев сосны обыкновенной. Используя «метод огибающих кривых» («boundary line functions»), изучали взаимосвязи между водным потенциалом и другими показателями водного обмена для характеристики различных уровней водного дефицита в растении с целью диагностики их водного обмена.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., водный потенциал, скорость водного потока по ксилеме ствола, транспирация, диагностика.

Возможные глобальные изменения климата и постоянное усиление антропогенного воздействия на природу, приводящие к существенным изменениям в естественных экосистемах, обусловливают необходимость разработки показателей для оценки степени нарушения в жизнедеятельности растений. В связи с этим возникает вопрос о том, какой диапазон параметров, характеризующих тот или иной процесс в растительном организме, можно считать нормой и какой отклонением от нормы. Так, Г. Н. Зайцев (1983) вводит понятие динамической нормы, определяемой как границы, в пределах которых могут происходить различные количественные сдвиги, не влекущие за собой качественные изменения в морфологическом и физиологическом состоянии организма. Для нее, по мнению автора, необходимо определение как средних суммарных величин, характеризующих состояние органов в относительном покое, так и «нормальные» отклонения от среднего уровня, обусловленные теми или иными влияниями окружающей среды.

Важным свойством биологических систем является их способность находиться в разных стационарных состояниях, при этом их множественность обеспечивает важную особенность биосистем — способность переходить из одного устойчивого стационарного состояния в другое (Гласс, Мэки, 1991; Веселова и др., 1993). Л. К. Кайбияйнен (2003) рассматривает стационарное развитие биологических систем на примере лесных древостоев. По его мнению, стационарным можно назвать развитие древостоя, когда не происходит стрессовых явлений и кратковременные стрессы преодолеваются без структурных перестроек. Экстремальные стрессовые ситуации приводят к структурным адаптациям, в результате этого процесса древостой переходит в новое состояние стационарного развития.

Тесно связанным с внешней средой и зависящим от внутренних параметров растения, а поэтому отражающим в целом его жизнедеятельность, является водный обмен. Он характеризуется 3 процессами: поглощением воды, ее передвижением и распределением и испарением в атмосферу. От того, как складываются эти процессы в растительном организме, зависит водный баланс растений. О степени нарушения водного баланса судят по величине водного дефицита. Определение водного баланса, особенно при исследованиях в природной обстановке, обычно сопряжено с большими методическими трудностями. Поэтому чаще всего его определяют косвенно, либо по содержанию воды, либо по ее состоянию в растении.

С 1970-х годов и по настоящее время для исследования движения воды в системе «почва—растение—атмосфера» (ПРА) используют термодинамические представления (Hinckley et al., 1978; Whitehead, Jarvis, 1981, и др.), согласно которым энергетическое состояние воды в любой части этой системы изменено по сравнению с химически чистой водой. Критерием этого изменения служит один из термодинамических потенциалов, определяемый как разность между химическим потенциалом воды в рассматриваемой системе и химическим потенциалом свободной чистой воды. Эта разность, отнесенная к парциальному моляльному объему воды, называется водным потенциалом (Ψ). Градиенты водного потенциала как показатели различных энергетических состояний создают движущую силу для перемещения воды по всей системе ПРА.

Цель данной работы — исследование взаимосвязей между водным потенциалом и другими показателями водного обмена (скорости водного потока, транспирации), для характеристики различных уровней водного дефицита в растении с целью диагностики их водного обмена.

Материал и методика

Исследования проводили в полевой лаборатории «Габозеро» Института леса КарНЦ РАН, расположенной в Южной Карелии в 50 км к северу от г. Петрозаводска. Территория относится к средней подзоне восточно-европейской тайги. Объектами служили 40—80-летние деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающие в сосняке черничном.

Состав древостоя 9С1Б, средний возраст деревьев 60 лет, средняя высота 15.9 м, диаметр ствола 18 см, по производительности относится ко II—III классу бонитета. В подлеске часто встречаются ольха серая, рябина, можжевельник. Напочвенный покров хорошо развит и состоит из черники, щучки, ожики, марьянника, брусники, седмичника, зеленых мхов. Микрорельеф представлен разложившимся валежником и западинами. Почва сосняка черничного — подзол иллювиально-гумусово-железистый песчаный, грунтовые воды на глубине 1.3—1.9 м (Казимиров и др., 1977).

Водные потенциалы побегов определяли как в суточной динамике (5—10 ритмов ежемесячно), так и путем однократных измерений перед рассветом и в середине дня, с мая по сентябрь 1977—1979, 1982—1984, 1988—1989, 1992 и 1997 гг. Относительную скорость водного потока по стволу регистрировали непрерывно с марта по октябрь 1977—1979 гг., абсолютную скорость водного потока измеряли в суточной динамике (5—10 ритмов ежемесячно) — с мая по сентябрь 1977—1979 и 1992 гг. Непрерывную регистрацию интенсивности транспирации осуществляли в течение мая—сентября 1978 г. Исследования проводили при разных погодных условиях.

Водные потенциалы побегов (Ψ) определяли методом камеры давления (Ritchie, Hinckley, 1975; Сазонова, 1979). Для измерения скорости водного потока использовали тепловые методы, для определения относительной скорости ($V_{\text{отн.}}$) — метод стационарного нагрева, абсолютной ($V_{\text{абс.}}$) — импульсный. Идея первого метода принадлежит G. Veiweg, V. Ziegler (1960), теоретический анализ сделан H. Saddler, M. Pitman (1970), в основе второго лежат теоретические обоснования, сделанные D. Marschall (1958) и R. Closs (1957). Дальнейшая модификация методов применительно к древесным растениям была сделана Л. К. Кайбияйненым с сотрудниками (Тихов, 1979а, б; Кайбияйнен и др., 1981). Регистрация интенсивности транспирации (E) осуществлялась с помощью смонтированной Б. М. Веселковым (1979) автоматической 12-канальной установки с системой прокачки, полиэтиленовыми листовыми камерами полуоткрытого типа и дифференциальным психрометром.

Для анализа взаимосвязи между показателями водного обмена использовали «метод огибающих кривых» («boundary line functions»), в соответствии с которым аппроксимационные функции получали с помощью метода наименьших квадратов для значений переменных Ψ и $V_{\text{отн.}}$; Ψ и $V_{\text{абс}}$; Ψ и E с 95%-й обеспеченностью (Jarvis, 1980).

Результаты и обсуждение

Предрассветные (Ψ_{max}) и дневные (Ψ_{min}) водные потенциалы. Как известно, величины Ψ_{min} и Ψ_{max} являются показателями водного дефицита (Hinckley et al., 1978). При этом дневные водные потенциалы свидетельствуют о величине водного дефицита, сформировавшегося в растении вследствие нарушения баланса между расходом воды на транспирацию и поступлением ее из почвы, предрассветные — о степени восполнения этого дефицита. Поэтому Ψ_{min} и Ψ_{max} должны быть определенным образом связаны друг с другом. Зависимость между дневным (предыдущего дня) и предрассветным Ψ, т. е. $\Psi_{max} = f(\Psi_{min})$ показана на рис. 1. Мы аппроксимировали ее линейным уравнением

$$y = 0.25x - 0.19, \qquad r^2 = 0.41.$$

Невысокое значение r^2 объясняется тем, что взаимосвязь Ψ_{min} и Ψ_{max} опосредована влиянием других внутренних параметров, в первую очередь оводненности, а также влиянием на обе переменные факторов внешней среды.

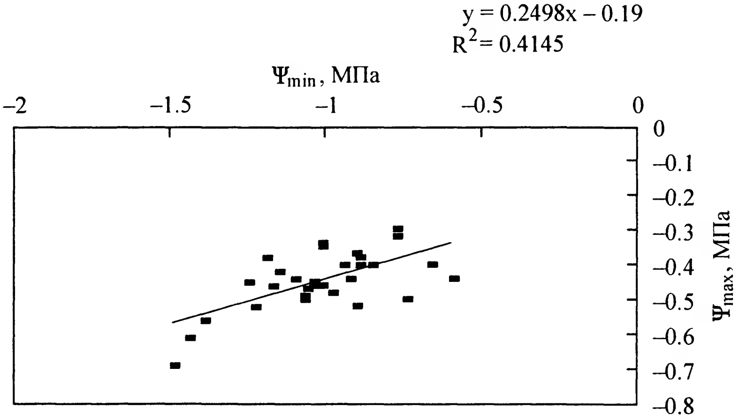


Рис. 1. Зависимость предрассветного водного потенциала Ψ_{max} от его минимального значения Ψ_{min} в предыдущий день.

Водные потенциалы и водные потоки. Известно, что скорость водного потока на любом участке системы водного транспорта в растении прямо пропорциональна градиенту Ψ на этом участке и обратно пропорциональна сопротивлению этого участка (Hinckley et al., 1978). Как следует из рис. 2, увеличение движущей водный поток силы (уменьшение Ψ) до –0.6 МПа приводит к увеличению $V_{отн.}$, в диапазоне –0.6—–0.85 МПа изменение Ψ не влияет на $V_{отн.}$ и при Ψ ниже –0.85 $V_{отн.}$ уменьшается. Аналогичный вид зависимости характерен для $V_{абс.} = f(\Psi)$ (рис. 3). Величина Ψ, при которой наблюдается максимум $V_{абс.}$, равна –0.90 ± 0.11 МПа.

Известно, что величина $V_{отн.}$ является функцией двух переменных — линейной скорости водного потока и оводненности ствола (Saddler, Pitman, 1970). Уменьшение водного потенциала характеризует, с одной стороны, увеличение движущей водный поток силы, что приводит к увеличению скорости потока, с другой — уменьшение Ψ свидетельствует о нарастании водного дефицита в проводящей системе дерева.

Проведенное ранее исследование суточной и сезонной изменчивости водных запасов в заболони ствола и ветвей сосны обыкновенной указало на тесную связь между величиной Ψ и оводненностью ксилемы (Кайбияйнен, Сазонова, 1993а). Исследуя характер этой связи между влажностью охвоенного побега и его водным потенциалом, обнаружили изменение линейности этой зависимости при Ψ = = –0.7 МПа. Известно, что у растений, имеющих эластичные ткани ксилемы, процесс регидратации — дегидратации сопровождается изменением сопротивления водопроводящий системы (Hinckley et al., 1978). У деревьев ксилема обладает жесткостью. Однако измерения вариабельности диаметра ксилемы при помощи электронного дендрографа, выполненные Н. Г. Балыковым (1979) на этом же экспериментальном дереве, указали на уменьшение диаметра ксилемы при уменьшении оводненности ствола в области близкой к насыщению (125—140 %). При высокой оводненности и интенсивной транспирации диаметр ксилемы может измениться до 100 мкм при диаметре ксилемы 12 см. В летние месяцы при низкой оводненности диаметр ксилемы не изменяется (Н. Г. Балыков, неопубликованные данные). Это может быть причиной увеличения сопротивления, начиная с Ψ = –0.7 МПа.

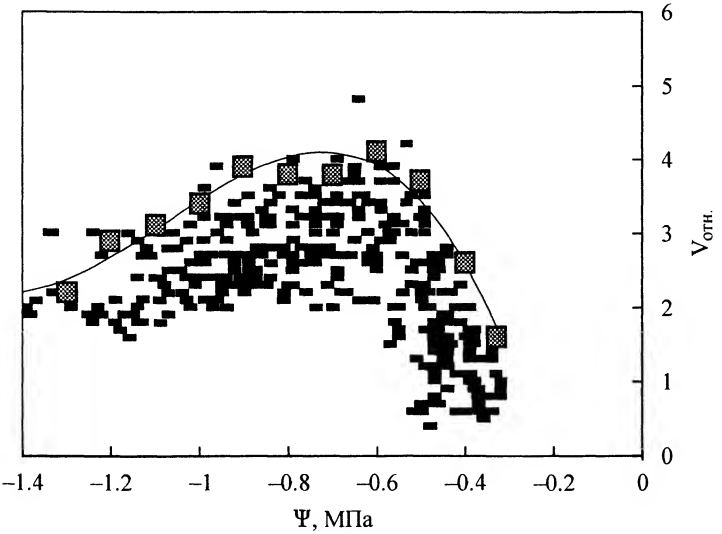


Рис. 2. Зависимость относительной скорости водного потока $V_{отн.}$ по ксилеме ствола от водного потенциала побегов Ψ.

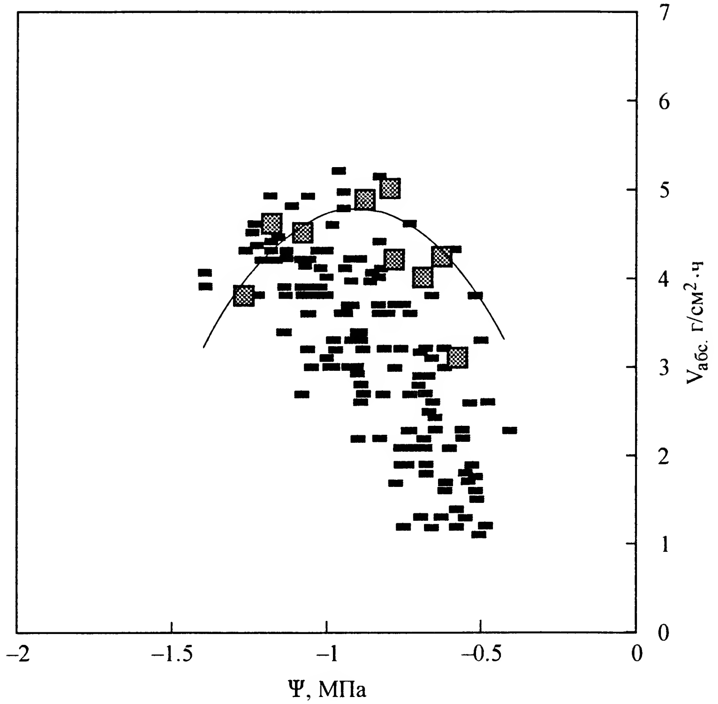


Рис. 3. Зависимость абсолютной скорости водного потока $V_{абс.}$ по ксилеме ствола от водных потенциалов побегов Ψ.

Следовательно, водный потенциал, соответствующий максимуму $V_{отн.}$, является показателем начала изменения оводненности водопроводящей системы дерева.

В настоящее время одной из причин увеличения сопротивления считают процесс замещения воды газом в результате кавитации (Whitehead, Jarvis, 1981; Zimmermann, 1983; Sperry, Tyree, 1990; Tyree, Ewers, 1991, и др.). Выделяющиеся пузырьки газа блокируют трахеиды, что приводит к уменьшению площади сечения заболони, а следовательно, и к увеличению сопротивления. Однако, как следует из результатов исследования цитируемых авторов, это явление наблюдается при более низких величинах Ψ.

Особый интерес представляют водные потоки, регистрируемые в ночное время. Известно, что интенсивность транспирации уменьшается в вечерние часы и при нулевой интенсивности ФАР прекращается (Веселков, Тихов, 1984). Скорость водного потока уменьшается, а водный потенциал увеличивается в течение ночи, достигая предельных за сутки величин к предрассветному часу — $V_{отн.\,min}$ и Ψ_{max}. При этом обе величины связаны между собой (рис. 4). Их взаимосвязь описывается линейной функцией ($r^2 = 0.60$).

Водный потенциал и транспирация. Водный потенциал характеризует водный дефицит в ксилеме, который возникает в результате превышения транспирационного расхода влаги над ее поступлением из почвы (Hinckley et al., 1978). Поэтому его величина определенным образом связана с интенсивностью транспирации (E). Исследование взаимосвязи Ψ—E осуществляли во всем диапазоне изменчивости величины Ψ (от –0.3 до –1.5 МПа). Как следует из рис. 5, максимальная интенсивность транспирации наблюдалась при Ψ = –1.15 ± 0.11 МПа. Это значение Ψ, при котором происходит частичное или полное закрытие устьиц днем, т. е. когда «гид-

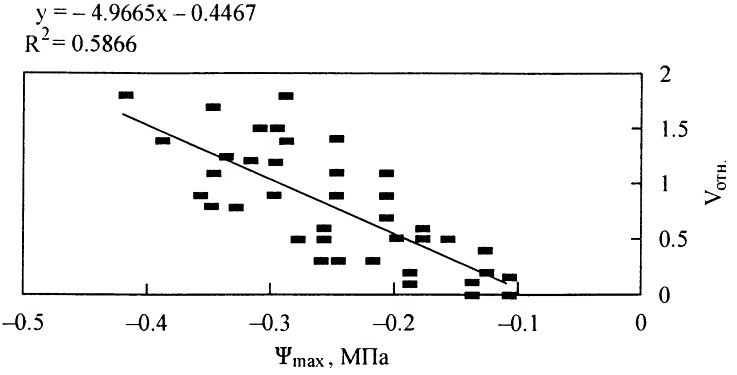


Рис. 4. Зависимость предрассветной относительной скорости водного потока $V_{отн.}$ по ксилеме ствола от предрассветного водного потенциала побегов Ψ_{max}.

равлические соображения преобладают над фотоактивными реакциями» (Hinckley et al., 1978).

Как отмечают многие авторы, зависимость степени открытости устьиц или диффузионного сопротивления устьиц — $R_{ус.}$ — от величины Ψ довольно сложная, она может быть прямолинейной, криволинейной или пороговой (Hinckley et al., 1978, и др.). Приводимые в литературе величины «порогового» Ψ для различных древесных растений свидетельствуют об их видоспецифичности, в зависимости от вида растения они могут колебаться от –1.2 до –2.5 МПа (Running et. al., 1975; Hinckley et al., 1978; Jarvis, 1980, и др.). В то же время исследования А. В. Варлагина (2000) показали, что максимальная устьичная проводимость не является видовой константой, а изменяется в зависимости от типа леса и текущих погодных условий. По мере улучшения условий произрастания (повышенное содержание азота в почве, лучшая дренированность почв и аэрация корневой системы) значения максимальной устьичной проводимости приближаются к таковым для светлохвойных пород.

Как уже было отмечено, расходуемая на транспирацию вода замещается в ксилеме газом (Whitehead, Jarvis, 1981; Zimmermann, 1983, и др.). Газ выделяется из воды в трахеидах (кавитация) и проникает путем диффузии из соседних тканей.

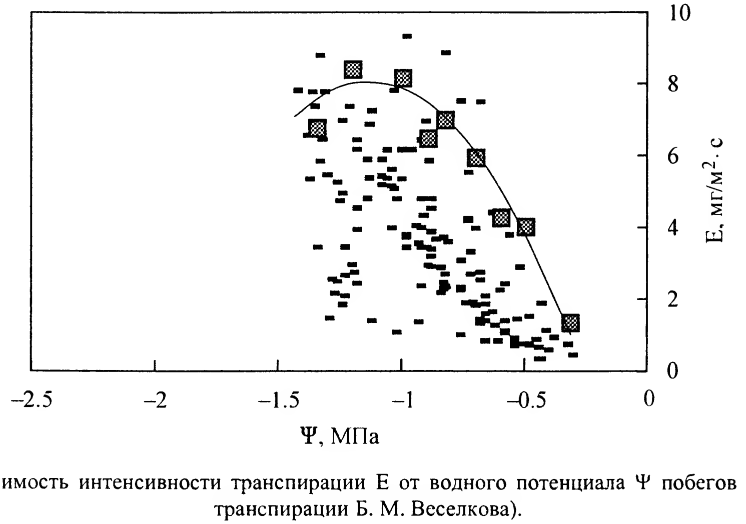


Рис. 5. Зависимость интенсивности транспирации E от водного потенциала Ψ побегов (данные по транспирации Б. М. Веселкова).

При увеличении степени дегидратации ксилемы каждый раз должен увеличиваться и градиент Ψ. Однако этот процесс не бесконечен. При определенных значениях градиента наблюдается полное заполнение трахеид газом, т. е. их эмболия и потеря ими проводящей функции. Столь катастрофических последствий в нормальных условиях растение не допускает, включается механизм устьичного ограничения расхода влаги. По мнению ряда авторов, величина Ψ, при которой начинается устьичное ограничение транспирации, является величиной, вызывающей кавитацию в ксилеме (Sperry, Tyree, 1990; Tyree, Ewers, 1991; Water transport..., 1993, и др.).

Диагностика состояния водного режима древесных растений. На рис. 6 в обобщенном виде показаны суточные изменения водного потенциала (Ψ), скорости водного потока ($V_{\text{отн.}}$ и $V_{\text{абс.}}$) и транспирации (Е). Как уже было отмечено, к предрассветному часу в дереве остается некоторый водный дефицит, называемый остаточным, который характеризуется величиной $\Psi_{\max}$ (табл. 1). С восходом солнца, увеличением температуры и уменьшением относительной влажности воздуха происходят увеличение интенсивности транспирации (Веселков, Тихов, 1984), уменьшение водного потенциала, увеличение скорости водного потока (Кайбияйнен, Сазонова, 1983б). Движение воды происходит по градиенту водного потенциала, величина которого возрастает от корней (–0.20—–0.45) к ветвям (–0.3—–1.5) (Кайбияйнен, Сазонова, 1993б). Расход влаги на транспирацию приводит к уменьшению оводненности ствола, о чем свидетельствует снижение $V_{\text{отн.}}$, после реализации ее максимальной за сутки величины, которой соответствует Ψ_1, и увеличению сопротивления движению. Это препятствует дальнейшему росту скорости водного потока, которая достигнув своего максимального значения ($V_{\text{абс. max}}$) при определенном Ψ_2

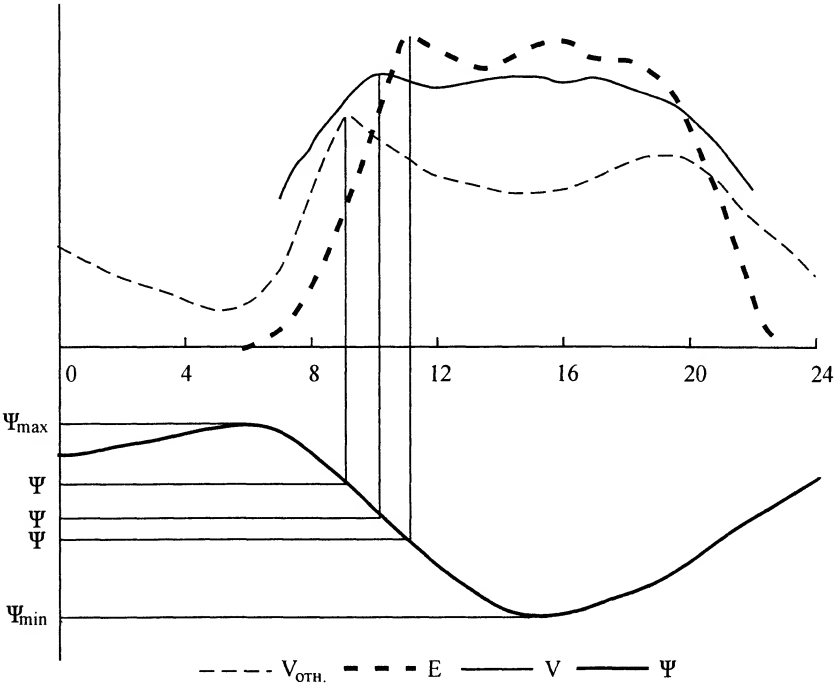


Рис. 6. Суточные изменения водного потенциала Ψ, интенсивности транспирации Е, относительной $V_{\text{отн.}}$ и абсолютной $V_{\text{абс.}}$ скорости водного потока.

ТАБЛИЦА 1

Диагностика состояния водного обмена сосны обыкновенной

Водный потенциал, МПа		Характеристика водного дефицита	Ответная реакция дерева на изменение водного дефицита
Ψ_{max}	-0.3—-0.7		
Ψ_1	-0.72 ± 0.09	«Нормальный» водный дефицит	Изменение ксилемного сопротивления
Ψ_2	-0.90 ± 0.11		
Ψ_3	-1.15 ± 0.11		Изменение устьичного сопротивления, начало кавитации
$\Psi_{кр.\ min}$	<-1.15	«Негативный» водный дефицит	
$\Psi_{кр.\ max}$	<-0.44		
Ψ_{min}	-0.7—-1.5		

Примечание: Ψ_{max} — предрассветный водный потенциал; Ψ_1 — водный потенциал, при котором реализуется максимум относительной скорости водного потока; Ψ_2 — абсолютной скорости водного потока; Ψ_3 — интенсивности транспирации; $\Psi_{кр.\ min}$ — дневной критический водный потенциал; $\Psi_{кр.\ max}$ — предрассветный критический водный потенциал; Ψ_{min} — дневной водный потенциал.

остается приблизительно постоянной в течение дневного времени суток. Благодаря наличию обратной связи между проводимостями ксилемы и устьиц (Sperry, Tyree, 1990; Tyree, Ewers, 1991; Water..., 1993, и др.) включается механизм устьичного ограничения расхода влаги. Это приводит к реализации максимума транспирации, которому соответствует определенная величина водного потенциала (Ψ_3), и ее дальнейшему варьированию в течение дня в зависимости от колебаний факторов внешней среды и внутренних параметров. Увеличившиеся ксилемное и устьичное сопротивления препятствуют дальнейшему уменьшению Ψ (увеличению grad Ψ), в дневные часы происходит реализация минимального за сутки значения водного потенциала — Ψ_{min}. В вечернее время с уменьшением температуры и увеличением относительной влажности воздуха происходят уменьшение интенсивности транспирации, увеличение водного потенциала (уменьшение градиента Ψ) и уменьшение скорости водного потока. В ночное время транспирация, как правило, не наблюдается (Веселков, Тихов, 1984), а изменения водных потенциалов и скорости потока продолжаются и ночью, достигая своих максимальных (Ψ_{max}) и минимальных (V_{min}) значений в предрассветные часы.

Следует отметить, что время от начала утренних изменений до наступления максимума процессов может значительно варьировать в зависимости от времени сезона и погодных условий. Последовательность наступления максимумов различных процессов, как правило, соблюдается, но столь четкие различия во времени не всегда имеют место. Иногда время между реализаций максимумов различных процессов настолько мало, что они могут практически совпадать.

Таким образом, выделенные величины Ψ характеризуют разный уровень водного дефицита в древесном растении (табл. 1). Уровень колебаний Ψ, который не превышает величину, соответствующую устьичному ограничению интенсивности транспирации (Ψ_3), может характеризовать «нормальный» водный дефицит ($\Psi < \Psi_3$). При $\Psi > \Psi_3$, как уже было отмечено, может происходить процесс замещения воды газом в результате кавитации, а значительное уменьшение Ψ может привести к эмболии сосудов, т. е. почти полному замещению воды газом в трахеиде, приводящее к потере сосудом проводящей функции. Следовательно, при $\Psi > \Psi_3$ в растении развивается «негативный» водный дефицит, который может оказывать ингибирующее влияние на другие физиологические процессы. Следовательно, критической ($\Psi_{кр.}$) мы можем считать величину Ψ_{min}, равную для деревьев сосны

ТАБЛИЦА 2

Динамика средних за вегетационный период предрассветных (Ψ_{max}) и дневных (Ψ_{min}) водных потенциалов побегов деревьев сосны обыкновенной и температуры воздуха

Годы	Температура воздуха, °С	Ψ_{max}, МПа	Ψ_{min}, МПа
1977	11.6	−0.48 ± 0.02	−1.07 ± 0.03
1978	10.4	−0.44 ± 0.02	−1.06 ± 0.02
1979	11.6	−0.45 ± 0.01	−1.17 ± 0.03
1982	11.2	−0.48 ± 0.02	—
1983	12.8	−0.43 ± 0.01	−1.15 ± 0.03
1984	11.8	−0.44 ± 0.01	−1.17 ± 0.02
1988	—	−0.43 ± 0.02	−1.06 ± 0.03
1989	—	—	−1.19 ± 0.03
1992	12.5	−0.45 ± 0.02	−1.04 ± 0.03
1997	—	−0.40 ± 0.02	−1.05 ± 0.03
M ± m	11.70 ± 0.28	−0.44 ± 0.01	−1.07 ± 0.02
ν	6.3	5.3	5.2
p	2.4	1.7	1.7

Примечание. M ± m — средние значения и их ошибки; ν — коэффициент вариабельности, p — показатель точности.

−1.15 ± 0.11 МПа. Полученные «критические» величины Ψ реализуются в дневное время. Поскольку Ψ_{min} и Ψ_{max} связаны между собой, можно по уравнениям связи получить и «критические» предрассветные величины. Они равны для деревьев сосны −0.44 МПа.

Наше исследование водных потенциалов побегов сосны обыкновенной проводилось в течение многих вегетационных периодов с разными погодными условиями (табл. 2). Как правило, они отличались распределением осадков в течение летнего периода. В то же время наши многолетние наблюдения показали, что минимальное значение водного потенциала почвы в сосняке черничном не опускается ниже −0.05 МПа (Сазонова, Кайбияйнен, 1994). Хорошая почвенная влагообеспеченность в этом типе леса связана с высоким уровнем грунтовых вод, колебание которых, по многолетним данным Г. В. Ерукова и Г. В. Власковой (1986: табл. 15, с. 37), составляли в среднем 63 ± 5 см. Проведенное нами ранее исследование показало, что равновесие в системе «почва—растение», т. е. отсутствие движения воды по проводящей системе дерева, наблюдается только после продолжительных дождей, когда не происходит транспирационного расхода влаги и дерево имеет возможность восполнить дефицит воды (Сазонова, Кайбияйнен, 1994). Как было отмечено выше, движение воды по ксилеме не прекращается даже в ночные часы, что свидетельствует, во-первых, о постоянном градиенте водного потенциала в системе «почва—растение», во-вторых, несмотря на хорошую почвенную влагообеспеченность, на постоянное наличие водного дефицита в растении. Возможно, наличие постоянного водного дефицита в древесном растении является его неотъемлемым свойством, а уровни его колебаний определяются видом растений и влиянием факторов среды.

Оценивая уровень водного дефицита у деревьев сосны по усредненным за вегетационные периоды величинам предрассветных (Ψ_{max}) и дневных (Ψ_{min}) водных потенциалов, можно отметить, что они незначительно отличались год от года (табл. 2). При этом их сравнение с величинами «критических» водных потенциалов ($\Psi_{кр.}$) показывает, что они, как правило, выше. Это свидетельствует о том, что у деревьев сосны в черничном типе леса наблюдается «нормальный» водный дефицит, а также о том, что сосновый древостой находится в стационарном состоянии развития (Веселова и др., 1993; Кайбияйнен, 2003) и полученные величины характеристик водного обмена являются «динамической нормой» (Зайцев, 1983).

Таким образом, мы выявили величины водного потенциала, которые характеризуют различные уровни водного дефицита и указывают на тот предельный дефицит воды в растении, переход через который приводит в действие механизмы внутренней регуляции в водном обмене дерева. Полученная информация является основой для диагностики состояния водного обмена деревьев сосны обыкновенной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балыков Н. Г. Методы и устройства автоматической регистрации процессов роста древесных растений // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979. С. 18—34.

Веселков Б. М. Автоматическая регистрация интенсивности транспирации у древесных растений в естественных условиях с помощью дифференциального психрометра // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979. С. 50—67.

Веселков Б. М., Тихов П. В. Связь транспорта воды по ксилеме с интенсивностью транспирации у сосны обыкновенной // Физиология растений. 1984. Т. 31. № 6. С. 1099—1106.

Веселова Т. В., Веселовский В. А., Чернавский Д. С. Стресс у растений. М., 1993. 144 с.

Гласс Л., Мэки М. От часов к хаосу: ритмы жизни. М., 1991. 248 с.

Еруков Г. В., Власкова Г. В. Гидротермический режим почв сосновых лесов Карелии. Л., 1986. 111 с.

Зайцев Г. Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М., 1983. 268 с.

Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л., 1977. 304 с.

Кайбияйнен Л. К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. КарНЦРАН. Петрозаводск, 2003. Вып. 5. С. 65—73.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Тихов П. В. Транспирационные потоки в ксилеме и динамика потребления влаги // Лесоведение. 1981. № 2. С. 27—34.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Динамика водного обмена сосны // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 110—125.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Запасы воды в древесине сосны обыкновенной // Лесоведение. 1993а. № 6. С. 58—64.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Вариации водных потенциалов в системе «почва—растение—атмосфера» на примере сосны обыкновенной // Лесоведение. 1993б. № 3. С. 41—47.

Сазонова Т. А. Применение камеры давления в экологических исследованиях // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979. С. 86—97.

Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К. Оценка влагообеспеченности дерева по термодинамическим показателям // Лесоведение. 1994. № 4. С. 77—82.

Тихов П. В. Тепловой метод непрерывной регистрации относительной скорости движения пасоки в ксилеме древесных растений // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979а. С. 68—86.

Тихов П. В. Применение импульсного метода для измерения водопотребления древесными растениями // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л., 1979б. С. 98—106.

Closs R. L. The heat pulse method for measuring rate of sap flow in a plant stem // New Zealand J. of Sci. 1958. N 1. P. 281—288.

Hickley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees // Forest Science. 1978. Monogr. 20. 72 p.

Jarvis P. G. Stomatal response to water stress in conifers // Adaptation of plants in water and high temperature stress. N. Y., 1980. P. 105—121.

Marshall D. C. Measurement of sap flow in conifers by heat transport // Plant Physiology. 1958. Vol. 33. P. 385—396.

Ritchie G. A., Hinckley T. M. The pressure chamber as an instrument for ecological research // Adv. Ecol. Res. 1975. Vol. 9. P. 165—254.

Running S. W., Waring R. H., Rydell R. A. Physiological control of water flux in conifers // Oecologia. 1975. Vol. 18. P. 1—16.

Saddler H. D., Pitman M. G. An apparatus for the measurement of sap flow in unexcised leafy shoots. J. Exp. Bot. 1970. Vol. 21. P. 1048—1059.

Sperry J. S., Tyree M. T. Water-stress-indured xylem embolism in three species of conifers // Plant, Cell and Environment. 1990. N 13. P. 427—436.

Tyree M. T., Ewers F. M. The hydraulic architecture of tress and other woody plants // Taunsley Review. 1991. N 34, New Phytol. N 119. P. 345—360.

Veiweg G. H., Ziegler H. Thermoelectrische Registrierung der Geschwindigkeit des Transpirationsstromes. I. // Ber. deut. bot. Ges. 1960. N 73. H. 6. S. 221—226.

Water transport in plant under climatic stress // Ed. Borghetti M., Grace J., Raschi A. Proc. Intern. Workshop, held in Vallombrosa, Firenze, Italy. 1993. Cambridje Univ. Press. P. 121.

Whitehead D., Jarvis P. G. Coniferous forest and plantations // Water deficits and plant growth. 1981. Vol. 6. P. 50—151.

Zimmermann M. H. Xylem structure and the aspect of sap. Springer series in wood science. N. Y., 1983. 142 p.

SUMMARY

The measures of the water metabolism (water potentials of shoots, speed of water flow in xylem, transpiration intensity) of Scotch pine trees were studied during a number of vegetation periods. Using the method of «boundary line functions», interrelations of the water potential and other indices of the water metabolism were studied, to characterize different levels of water deficiency in plants for the purpose of their water metabolism diagnostics.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (470 + 571)

© Э. И. Лосева[1], А. С. Стенина[2]

ЗАМЕЧАНИЯ К СТАТЬЕ: Х. ЛАНГЕ-БЕРТАЛОТ, С. И. ГЕНКАЛ, Н. В. ВЕХОВ «ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ПРЕСНОВОДНЫХ *BACILLARIOPHYTA* РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ»

E. I. LOSEVA, A. S. STENINA. COMMENTS TO THE ARTICLE BY H. LANGE-BERTALOT, S. I. GENKAL, N. V. VEKHOV «ADDITION TO FLORA OF FRESHWATER *BACILLARIOPHYTA* OF THE RUSSIAN ARCTIC»

[1] Институт геологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ГСП-2, ул. Первомайская, 54
[2] Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: stenina@ib.komisc.ru

Поступила 17.08.2004
Окончательный вариант получен 01.11.2004

В статье приводится список диатомовых, которые Ланге-Берталотом, Генкалом, Веховым (2002) были ошибочно указаны как новые для России (30 видов и внутривидовых таксонов) и как новые для российского сектора Арктики (72 вида и внутривидовых таксона). В комментариях к списку приводятся данные о распространении в России со ссылками на литературные источники.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, Россия, Арктика.

Х. Ланге-Берталот с соавт. (2002) указывали, что по результатам исследования бентоса пресных водоемов в районе пролива Югорский Шар (острова Вайгач, Матвеев, Местный и северо-западное побережье Югорского п-ова) выявлено 225 таксонов диатомовых, новых для российского сектора Арктики, в том числе 86 — для России. Мы вносим уточнения к приведенному списку по литературным источникам, в том числе и нашим опубликованным данным. В статье было ошибочно указано 30 таксонов, новых для России, 72 таксона — новых для российской Арктики. В тексте приняты следующие сокращения: СВЕ — северо-восток европейской части России; ПБМ — озера на побережье Баренцева моря в районе Малоземельской тундры; Д. В. — Дальний Восток; плейст. — плейстоцен; совр. — современный комплекс; ДА — Диатомовый анализ (1950).

1. Диатомовые, указанные как «новые для России».

1. *Achnanthes chlidanos* Hohn et Hellerm. Совр.: бассейн Волги (Корнева и др., 1999 : 246).

2. *A. flexella* (Kütz.) Brun = *Eucocconeis flexella* Kütz. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 184); совр.: север, Карелия, Алтай, Памир, Тибет (ДА, 1950 : 93); озера Северо-Запада (Бейлин и др., 1971 : 175; Никулина, 1975 : 50; Давыдова, 1985 : 48); Но-

вая Земля (Флеров, 1925 : 17, 34; Ширшов, 1982 : 115); оз. Телецкое (Порецкий, Шешукова, 1953 : 160); Алтай (Анисимова, Белякова, 1997 : 195); Байкал (Черняева, 1970 : 150); Баргузинский заповедник (Бочка, 1995 : 297); о-в Врангеля, Якутия, Колыма, Чукотка (Харитонов, 1981 : 35, 1999 : 211, 2001 : 55); Магаданская обл. (Кузьмин, 1986 : 516); Д. В. (Медведева, 1994 : 50).

3. *A. helvetica* (Hust.) L.-B. = *A. austriaca* var. *helvetica* Hust. Совр.: Байкал (Помазкина, 1992 : 69); Колыма (Potapova, 1996 : 315); Д. В. (Медведева, 1999а : 75, 1999б : 25); оз. Ханка (Генкал, Щур, 2000 : 279).

4. *Amphora dusenii* Brun. Совр.: СВЕ (Гецен и др., 1994 : 64; Stenina et al., 2000 : 304).

5. *Cocconeis scutellum* f. *minuta* Cl. = *C. scutellum* f. *parva* Grun. = *C. scutellum* var. *parva* (Grun.) Cl. (VanLandingham, 1967—1969 : 825). Плейст.: СВЕ (Лосева, 1992 : 136); совр.: в литорали морей и по всему СССР (ДА, 1950 : 84); Баренцево, Печорское, Белое моря, мыс Дежнева (Короткевич, 1960 : 217; Петров, 1967 : 18); Черное море (Прошкина-Лавренко, 1963 : 115); оз. Телецкое (Порецкий, Шешукова, 1953 : 160); Д. В. (Медведева, 1994 : 50).

6. *Cymbella behrei* Foged. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 181).

7. *C. obscura* Krasske. Совр.: бассейн Волги (Охапкин и др., 1997 : 208; Корнева, Генкал, 2000 : 38); СВЕ (Гецен и др., 1994 : 63); Обский север (Генкал, Семенова, 1999 : 17).

8. *C. paucistriata* A. Cl. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 181); совр.: СВЕ (Гецен и др., 1994 : 63).

9. *C. proxima* Reimer. Совр.: СВЕ (Гецен и др., 1994 : 63); Алтай (Анисимова, Белякова, 1997 : 197); Д. В. (Медведева, 1999а : 76, 1999б : 25).

10. *C. tynnii* Krammer. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 181); совр.: СВЕ (Гецен и др., 1994 : 64; Stenina et al., 2000 : 301).

11. *Diatoma moniliformis* Kütz. Совр.: Финский залив (Потапова, 1999 : 61); бассейн Волги (Охапкин и др., 1997 : 207; Корнева, Генкал, 2000 : 30).

12. *Eunotia bilunaris* (Ehr.) Mills = *E. lunaris* (Ehr.) Grun. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 50, 181); совр.: по всему СССР (ДА, 1950 : 73); Баренцево море (Короткевич, 1960 : 206); бассейн Волги (Охапкин и др., 1997 : 208; Корнева и др., 1999 : 248; Корнева, Генкал, 2000 : 40); Новая Земля (Флеров, 1925 : 33; Ширшов, 1982 : 78 и др.); СВЕ (Гецен и др., 1994 : 63; Stenina et al., 2000 : 298); оз. Телецкое (Порецкий, Шешукова, 1953 : 158); Алтай (Анисимова, Белякова, 1997 : 194); Баргузинский заповедник (Бочка, 1995 : 297); Колыма (Potapova, 1996 : 316); Анадырь (Харитонов, 1978 : 64); Д. В. (Медведева, 1999б : 25).

13. *E. crista-galli* Cl. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 190); совр.: север европейской части СССР (ДА, 1950 : 70); озера и реки Северо-Запада (Давыдова, 1985 : 48; Трифонова и др., 2001 : 44); СВЕ (Гецен и др., 1994 : 62; Штина, 1997 : 59); Полярный Урал (Стенин, 1972 : 69); оз. Телецкое (Порецкий, Шешукова, 1953 : 158); реки Анадырь, Колыма (Харитонов, 1978 : 64, 1999 : 211); Магаданская обл. (Кузьмин, 1986 : 516); Д. В. (Медведева, 1999б : 25).

14. *Gomphonema bipunctatum* Krasske. Совр.: СВЕ (Гецен и др., 1994 : 64).

15. *G. minutum* (Ag.) Ag. = *G. tenellum* Kütz. Совр.: Карелия (Порецкий, 1927 : 123); бассейн Волги (Охапкин и др., 1997 : 208; Корнева, Генкал, 2000 : 42); оз. Неро (Ляшенко, Метелева, 2000 : 120); Енисей (Левадная, 1986 : 170).

16. *G. sarcophagus* Greg. = *G. angustatum* var. *sarcophagus* (Greg.) Grun. Совр.: послеледниковые отложения северо-западных областей (ДА, 1950 : 295); водоемы Сибири (Кузьмин, 1985 : 25); оз. Телецкое (Сафонова, Митрофанова, 1998 : 5); Алтай (Анисимова, Белякова, 1997 : 197); Чукотка (Харитонов, 1986 : 15).

17. *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. Плиоцен: Прикамье (Лосева, 1982 : 167); плейст.: СВЕ (Лосева, 1992 : 141; 2000 : 193); голоцен: СВЕ (Марченко, Хаймусова, 1996 : 89; Марченко, 1997 : 94); совр.: широко распространен по СССР (ДА, 1950 : 312); СВЕ (Гецен и др., 1994 : 64); моря: Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Чешская губа, Амурский лиман (Короткевич, 1960 : 300); Земля Франца-Иосифа (Grunow, 1884 : 99); Новая Земля (Флеров, 1925 : 27, 29; Ширшов, 1982 : 79); п-ов Ямал, Енисей (Cleve, Grunow, 1880 : 7).

18. *Navicula eidrigiana* Carter. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 194); совр.: СВЕ (Stenina et al., 2000 : 297).

19. *N. explanata* Hust. Плиоцен: Прикамье (Лосева, 1982 : 160); плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 194); голоцен: СВЕ (Марченко, Хаймусова, 1996 : 89; Марченко, 1997 : 92); совр.: СВЕ (Стенина, Коюшева, 1982 : 50; Гецен и др., 1994 : 59; Стенина, 2001 : 40; Stenina et al., 2000 : 289, и др.).

20. *N. gallica* (W. Sm.) Lagerst. var. *gallica*. Совр.: СВЕ (Гецен и др., 1994 : 59; Стенина, 2001 : 40).

21. *N. kefvingensis* Ehr. = *N. peregrina* var. *kefvingensis* Ehr. Совр.: Байкал, водоемы Соликамска (ДА, 1950 : 182); Баренцево море (Короткевич, 1960 : 253); Сибирь (Сафонова, Ермолаев, 1983 : 85; Кузьмин, 1986 : 517; Васильева, 1995 : 73).

22. *N. paludosa* Hust. = *N. ignota* var. *palustris* (Hust.) Lund = *N. lagerstedtii* var. *palustris* Hust. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 171, 173); совр.: Карелия (Генкал, Иешко, 1998 : 396); бассейн Волги (Корнева, 1993 : 59; Корнева и др., 1999 : 249; Корнева, Генкал, 2000 : 45); Обский север (Генкал, Семенова, 1999 : 8); Енисей (Левадная, 1986 : 114); Якутия (Васильева-Кралина, Габышев, 1996 : 395).

23. *N. soehrensis* Krasske. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 196); совр.: бассейн Волги (Охапкин и др., 1997 : 209; Корнева, Генкал, 2000 : 48); СВЕ (Стенина, 1993 : 21; Гецен и др., 1994 : 60; Стенина и др., 2001 : 27).

24. *Neidium alpinum* Hust. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 179).

25. *Nitzschia homburgiensis* L.-B. = *N. thermalis* (Kütz.) Auersw. var. *thermalis* = *N. thermalis* var. *minor* Hilse. Совр.: озера Телецкое, Байкал, Д. В., Томск, Хакасская автономная обл., Ставропольский край (ДА, 1950 : 321); бассейн Волги (Охапкин и др., 1997 : 210; Корнева, Генкал, 2000 : 51); СВЕ (Стенина, 1993 : 24; Гецен и др., 1994 : 65; Стенина и др., 2001 : 28; Stenina et al., 2000 : 299); Новая Земля (Флеров, 1925 : 39); Земля Франца-Иосифа (Ширшов, 1982 : 94, 110); Полярный Урал (Стенин, 1972 : 71); Обский север (Генкал, Семенова, 1999 : 20).

26. *N. levidensis* var. *salinarum* (Grun.) L.-B. = *N. tryblionella* var. *salinarum* Grun. Совр.: Барабинская степь (ДА, 1950 : 317).

27. *Opephora olsenii* Möll. Совр.: Финский залив (Потапова, 1999 : 61); бассейн Волги (Охапкин и др., 1997 : 207; Корнева, Генкал, 2000 : 51).

28. *Pinnularia krookii* (Grun.) Cl. = *P. globiceps* var. *krockei* Grun. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 198); голоцен: СВЕ (Марченко, Хаймусова, 1996 : 89); совр.: повсюду в пресных и солоноватых водах, в послеледниковых отложениях Ленинградской обл. (ДА, 1950 : 214); Баренцево (Короткевич, 1960 : 263) и Белое моря (Петров, 1967 : 19); Земля Франца-Иосифа (Ширшов, 1982 : 110, 118); бассейн Волги (Кузьмин, Девяткин, 1975 : 22; Кузьмин, 1976 : 25; Корнева, Генкал, 2000 : 53); СВЕ (Гецен и др., 1994 : 60; Stenina et al., 2000 : 297); Сибирь (Кузьмин, 1985 : 22; 1986 : 517); Камчатка (Головенкина, 1981 : 140); Д. В. (Медведева, 1992 : 63; 1994 : 49).

29. *P. rupestris* Hantzsch = *P. viridis* var. *rupestris* (Hantzsch) Cl. = *Navicula rupestris* Hantzsch. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 199); межледниковые отложения: Калининская обл. (ДА, 1950 : 226); совр.: СВЕ (Гецен и др., 1994 : 61; Стенина и др.,

2001 : 27); Енисей (Cleve, Grunow, 1880 : 8); Камчатка (Головенкина, 1981 : 142); Магаданская обл. (Кузьмин, 1985 : 23; 1986 : 517).

30. *Stauroneis smithii* var. *sagitta* (Cl.) Hust. Плейст.: СВЕ (Лосева, 2000 : 199).

Диатомовые, указанные как «новые для российского сектора Арктики».

Как известно, существуют разные определения понятия «Арктика». Так, Арктикой называют северную полярную область земного шара, ограниченную северным полярным кругом (66°33′с. ш.) (Словарь..., 1982). По флористическому делению граница Арктической области проходит по северной границе непрерывного распространения редколесий, где средняя июльская температура близка к 10 °С (Юрцев и др., 1978). Это «северная полярная область земного шара, включающая окраины материков Евразии... и почти весь Северный Ледовитый океан...» (БСЭ, 1970 : 203). В настоящей работе учтены данные по островам и побережью Арктических морей, включая некоторые полуострова, заливы и приустьевые участки рек. Если же ограничить Арктику июльской изотермой в 10 °С, а тем более Северным полярным кругом, список таксонов, ошибочно указанных как новые, окажется намного шире.

1) *Achnanthes clevei* Grun. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298).

2) *A. delicatula* (Kütz.) Grun. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 219); Тазовская губа (Генкал, Семенова, 1999 : 14).

3) *A. fragilarioides* Peters. Совр.: Нижняя Обь у Ангальского мыса (Генкал, Семенова, 1999 : 14).

4) *A. kryophila* Peters. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298, 307).

5) *A. marginulata* Grun. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298).

6) *A. pusilla* (Grun.) D.-T. = *A. pusilla* Grun.= *A. linearis* var. *pusilla* Grun. Совр.: побережье Баренцева моря (Короткевич, 1960 : 221).

7) *A. subatomoides* (Hust.) L.-B. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298).

8) *Amphipleura rutilans* (Trent.) Cl. = *Berkeleya rutilans* (Trent.) Cl. Совр.: грунты Карского моря (ДА, 1950 : 145); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 307).

9) *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kütz. var. *coffeaeformis*. Совр.: моря Баренцево, Печорское, Лаптевых, низовья Енисея (Короткевич, 1960 : 284); Карское море (Cleve, Grunow, 1880 : 4); Нижняя Обь (Генкал, Семенова, 1999 : 7).

10) *A. holsatica* Hust. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 285).

11) *Asterionella formosa* Hass. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 306); п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 48); Западный Таймыр (Ермолаев, 1981 : 18, 26).

12) *Caloneis aemula* (A. S.) Cl. Совр.: в морях Севера и крайнего Северо-Востока (ДА, 1950 : 243).

13) *C. amphisbaena* (Bory) Cl. f. *amphisbaena* = *C. amphisbaena* (Bory) Cl. var. *amphisbaena*. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 269); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298, 306).

14) *C. amphisbaena* f. *subsalina* (Donk.) Van der Werff = *C. amphisbaena* var. *subsalina* (Donk.) Cl. Совр.: морские заливы на Севере (ДА, 1950 : 243); Баренцево море (Короткевич, 1960 : 270).

15) *C. silicula* var. *truncatula* (Grun.) Cl. = *C. silicula* var. *truncatula* Grun. (ДА, 1950 : 240) = *C. silicula* var. *truncata* (Grun.) Meist. (VanLandingham, 1967—1969 : 621). Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 84); совр.: моря Баренцево, Лаптевых (Короткевич, 1960 : 272); Новая Земля (Флеров, 1925 : 34).

16) *Cocconeis placentula* Ehr. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 84); совр.: моря Баренцево, Карское, Лаптевых (Короткевич, 1960 : 215); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298, 307).

17) *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round = *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 167).

18) *Cymbella aspera* (Ehr.) Cl. Совр.: Баренцево море, Земля Франца-Иосифа (Короткевич, 1960 : 289); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 290, 301).

19) *C. hebridica* (Grun.) Cl. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298, 307); п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 49).

20) *Diatoma vulgaris* Bory. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297); Западный Таймыр (Ермолаев, 1981 : 26); о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

21) *Diploneis oblongella* (Naeg.) A. Cl. = *D. ovalis* var. *oblongella* (Naeg.) Cl. Совр.: на берегу губы Печенги (Короткевич, 1960 : 228).

22) *D. parma* Cl. Совр.: п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 48).

23) *Epithemia adnata* (Kütz.) Bréb. = *E. zebra* (Ehr.) Kütz. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 16); совр.: Баренцево море, Маточкин Шар (Короткевич, 1960 : 298); Земля Франца-Иосифа (Grunow, 1884 : 100); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298); Карское море, Енисей (Cleve, Grunow, 1880 : 4, 7).

24) *E. sorex* Kütz. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 84); совр.: Енисей (Cleve, Grunow, 1884 : 7).

25) *Eunotia incisa* Greg. = *E. veneris* (Kütz.) O. Müll. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 210).

26) *E. praerupta* var. *bidens* (Ehr.) Grun. = *E. praerupta* var. *bidens* (W. Sm.) Grun. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 40, 181); совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 208); Земля Франца-Иосифа (Grunow, 1884 : 100); о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

27) *E. praerupta* var. *inflata* Grun. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 40, 180); совр.: губа Печенги (Короткевич, 1960 : 208); о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

28) *E. praerupta* var. *papilio* (Grun.) Nörp. = *E. papilio* (Grun.) Hust. Совр.: арктические острова (Ширшов, 1982 : 114); о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

29) *E. praerupta* var. *praerupta* Ehr. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 40); совр.: Баренцево море, Маточкин Шар (Короткевич, 1960 : 208); Карское море (Cleve, Grunow, 1880 : 4); Новая Земля (Флеров, 1925 : 33; Ширшов, 1982 : 114), Земля Франца-Иосифа (Зауер, 1963 : 30).

30) *E. septentrionalis* Oestr. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 209); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298, 307); п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 48); о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

31) *E. sudetica* O. Müll. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 209); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298).

32) *Fragilaria brevistriata* Grun. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 40); совр.: губа Печенги (Короткевич, 1960 : 196); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 306).

33) *F. capucina* var. *mesolepta* (Rabenh.) Rabenh. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297).

34) *Frustulia vulgaris* (Thw.) D.-T. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 290); Нижняя Обь (Генкал, Семенова, 1999 : 8).

35) *Gomphonema parvulum* Kütz. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298, 307); Новая Земля (Ширшов, 1982 : 106).

36) *G. productum* (Grun.) L.-B. = *G. angustatum* var. *producta* Grun. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 294); Новая Земля (Ширшов, 1982 : 119).

37) *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 176); совр.: Баренцево море, Енисей, море Лаптевых (Короткевич, 1960 : 272); п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 49).

38) *Hantzschia hyperborea* (Grun.) L.-B. = *H. amphioxys* var. *hyperborea* Grun. Совр.: Земля Франца-Иосифа (Grunow, 1884 : 99).

39) *Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag. Совр.: прибрежная зона европейских и азиатских морей (ДА, 1950 : 18); Карское море (Cleve, Grunow, 1880 : 6); о-в Кильдин (Каган, 1975 : табл. 23).

40) *Navicula atomus* var. *permitis* (Hust.) L.-B. Совр.: Нижняя Обь (Генкал, Семенова, 1999 : 8).

41) *N. cryptocephala* Kütz. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 240); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 306); Новая Земля (Ширшов, 1982 : 80, 116); п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 49).

42) *N. gallica* var. *perpusilla* (Grun.) L.-B. Совр.: Нижняя Обь (Генкал, Семенова, 1999 : 8, как cf.).

43) *N. gregaria* Donk. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 246); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297, 306).

44) *N. laevissima* Kütz. = *N. bacilliformis* Grun. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 76, 84); совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 236); Нижняя Обь (Генкал, Семенова, 1999 : 8).

45) *N. occulta* Krasske. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297).

46) *N. pupula* Kütz. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 84); голоцен: о-в Кильдин (Кошечкин, Самсонова-Каган, 1975 : 166); совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 255); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297, 306).

47) *N. pupula* var. *rectangularis* (Greg.) Cl. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 256); п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 49).

48) *N. pygmaea* Kütz. = *Lyrella pygmaea* (Kütz.) Makar. et Kar. Совр.: литораль морей СССР (ДА, 1950 : 204); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297); Карское море (Cleve, Grunow, 1880 : 5); о-в Кильдин (Каган, 1975 : 208, табл. 23); Тазовская губа (Генкал, Семенова, 1999 : 8).

49) *N. salinarum* Grun. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 306); Ямал (Cleve, Grunow, 1880 : 6).

50) *N. semen* Ehr. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 40); совр.: Земля Франца Иосифа (Grunow, 1884 : 99).

51) *N. ampliatum* (Ehr.) Krammer = *N. iridis* var. *ampliatum* (Ehr.) Cl. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 268); Нижняя Обь (Генкал, Семенова, 1999 : 14); о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

52) *N. dubium* (Ehr.) Cl. Совр.: п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 49): о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

53) *N. hitchkockii* (Ehr.) Cl. Совр.: п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 49): о-в Врангеля (Харитонов, 1981 : 35).

54) *Nitzschia acuminata* (W. Sm.) Grun. Совр.: Баренцево море (Короткевич. 1960 : 301).

55) *N. amphibia* Grun. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 302); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298).

56) *N. angustata* Grun. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 303).

57) *N. dissipata* (Kütz.) Grun. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298).

58) *N. gracilis* Hantzsch. Совр.: губа Печенги (Короткевич, 1960 : 307).

59) *N. linearis* (Ag.) W. Sm. Совр.: Новая Земля (Ширшов, 1982 : 80); Енисей (Cleve, Grunow, 1880 : 8).

60) *N. perminuta* (Grun.) M. Perag. Совр.: Нижняя Обь, Тазовская губа (Генкал, Семенова, 1999 : 20).

61) *N. recta* Hantzsch. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 307).

62) *N. sublinearis* Hust. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 312).

63) *N. tubicola* Grun. = *N. gandersheimiensis* Krasske. Плейст.: Хайпудырская губа (Лосева, 2000 : 184); совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 298).

64) *Pinnularia divergens* var. *elliptica* (Grun.) Cl. = *Navicula divergens* var. *elliptica* Grun. Совр.: Земля Франца-Иосифа (Grunow, 1884 : 98).

65) *P. lagerstedtii* (Cl.) A. Cl. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297).

66) *Stauroneis gracilis* Ehr. = *S. anceps* f. *gracilis* (Ehr.) Cl. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 233).

67) *S. prominula* (Grun.) Hust. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 306).

68) *S. salina* W. Sm. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 234); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 306).

69) *Stephanodiscus hantzschii* Grun. Совр.: ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297).

70) *S. minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll. = *S. astraea* var. *minutulus* (Kütz.) Grun. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 176); ПБМ (Stenina et al., 2000 : 297).

71) *Surirella angusta* Kütz. = *S. angustata* Kütz. Совр.: Баренцево море (Короткевич, 1960 : 313); п-ов Ямал (Науменко, Семенова, 1996 : 50).

72) *S. ovalis* Bréb. Совр.: прибрежные участки морей (ДА, 1950 : 354); моря Баренцево, Карское, Лаптевых (Короткевич, 1960 : 315).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова О. В., Белякова Г. А. Альгофлора Телецкого озера и стоячих водоемов его бассейна на территории Алтайского заповедника // Многолетняя динамика природных процессов и биологическое разнообразие заповедных экосистем центрального Черноземья и Алтая. Тр. Центральночерноземного гос. заповедника. М., 1997. Вып. 15. С. 191—203.

Бейлин Н. Н., Давыдова Н. Н., Петрова Н. А., Рычкова М. А. Водоросли Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. М., 1971. С. 167—189.

Большая Советская Энциклопедия. М., 1970. Т. 2.

Бочка А. Б. Новые и редкие *Bacillariophyta* из водоемов Баргузинского заповедника (Россия) // Альгология. 1995. Т. 5. № 3. С. 296—299.

Васильева И. И. Водоросли озера Абалах (Якутия) // Альгология. 1995. Т. 5. № 1. С. 71—77.

Васильева-Кралина И. И., Габышев В. А. К изучению *Bacillariophyta* горных водоемов Верхоянья (Якутия) // Альгология. 1996. Т. 6. № 4. С. 394—400.

Генкал С. И., Иешко Т. А. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии (Россия). Кончезеро. II. *Pennatophyceae* // Альгология. 1998. Т. 8. № 4. С. 394—399.

Генкал С. И., Семенова Л. А. Новые данные к флоре *Bacillariophyta* Обского Севера // Биол. внутр. вод. 1999. № 1—3. С. 7—20.

Генкал С. И., Щур Л. А. Новые данные к флоре *Bacillariophyta* озера Ханка (Приморский край, Россия) // Альгология. 2000. Т. 10. № 3. С. 278—281.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.

Головенкина Н. И. Диатомовые водоросли из термальных источников кальдеры вулкана Узон на Камчатке // Диатомовые водоросли. Л., 1981. С. 132—148.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с.

Диатомовый анализ / Под ред. А. Н. Криштофовича. Л., 1950. Кн. 3. 399 с.

Ермолаев В. И. Фитопланктон р. Пясина // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 16—29.

Зауер Л. М. Некоторые данные о диатомовых водорослях о-ва Хейса (Земля Франца-Иосифа) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1963. Вып. 4. № 21. С. 27—37.

Каган Л. Я. Планктон оз. Могильного. Диатомовые водоросли // Реликтовое озеро Могильное. Л., 1975. С. 204—208.

Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 50—113.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги / Отв. ред. В. Н. Яковлев. Ярославль, 2000. С. 5—112.

Корнева Л. Г., Минеева Н. М., Елизарова В. А. и др. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти, 1999. 264 с.

Короткевич О. С. Диатомовая флора литорали Баренцева моря // Тр. Мурманского мор. биол. ин-та. Вып. 1 (5). М.; Л., 1960. С. 68—338.

Кошечкин Б. И., Самсонова-Каган Л. Я. Голоценовая фауна и флора оз. Могильного. Диатомовые // Реликтовое озеро Могильное. Л., 1975. С. 163—168.

Кузьмин Г. В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976. С. 3—59.

Кузьмин Г. В. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС. Препринт. Магадан, 1985. 41 с.

Кузьмин Г. В. К флоре водорослей низовья р. Ямы (Магаданская область) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 513—521.

Кузьмин Г. В., Девяткин В. Г. Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975. С. 5—31.

Ланге-Берталот Х., Генкал С. И., Вехов Н. В. Дополнения к флоре пресноводных *Bacillariophyta* Российской Арктики // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 51—54.

Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск, 1986. 284 с.

Лосева Э. И. Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. Л., 1982. 204 с.

Лосева Э. И. Атлас морских плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока СССР. СПб., 1992. 220 с.

Лосева Э. И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока. СПб., 2000. 211 с.

Ляшенко О. А., Метелева Н. Ю. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона и эпифитона озера Неро // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги / Отв. ред. В. Н. Яковлев. Ярославль, 2000. С. 113—133.

Марченко Т. И. Условия формирования диатомовых комплексов в сапропелях озера Донты (бассейн р. Вычегды) // Тр. Ин-та геол. Коми НЦ УрО РАН. 1997. Вып. 91. С. 82—94.

Марченко Т. И., Хаймусова О. А. К палеогеографии бассейна Вычегды (р. Локчим) в голоцене // Тр. Ин-та геол. Коми НЦ УрО РАН. 1996. Вып. 89. С. 80—90.

Медведева Л. А. Водоросли озера Благодатное (Сихотэ-Алинский заповедник, Россия) // Альгология. 1992. Т. 2. № 3. С. 61—67.

Медведева Л. А. Диатомовые водоросли бассейна реки Серебрянки (Сихотэ-Алинский заповедник, Россия) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 46—56.

Медведева Л. А. Редкие виды водорослей южной части Дальнего Востока России // Альгология. 1999а. Т. 9. № 1. С. 74—81.

Медведева Л. А. Особенности альгофлоры р. Зевы (Приморский край) // Биол. внутр. вод. 1999б. № 1—3. С. 21—31.

Науменко Ю. В., Семенова Л. А. К изучению водорослей некоторых водоемов полуострова Ямал (Западная Сибирь) // Новости систематики низших растений. СПб., 1996. Т. 31. С. 46—52.

Никулина В. Н. Фитопланктон // Биологическая продуктивность северных озер. 2. Озера Зеленецкое и Акулькино. Тр. Зоол. ин-та. Т. 57. Л., 1975. С. 37—52.

Охапкин А. Г., Микульчик И. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти, 1997. 224 с.

Петров Ю. Е. Синезеленые и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море) // Новости систематики низших растений. СПб., 1967. С. 15—20.

Помазкина Г. В. Зональное распределение микрофитобентоса в Южном Байкале // Альгология. 1992. Т. 2. № 4. С. 66—72.

Порецкий В. С. Материалы к изучению обрастаний в водоемах Карелии // Тр. Бородин. преснов. биол. станции. 1927. Т. 5. С. 101—132.

Порецкий В. С., Шешукова В. С. Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек // Диатомовый сборник. Л., 1953. С. 107—172.

Потапова М. Г. Диатомовые водоросли песчаной литорали в восточной части Финского залива // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 59—66.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л., 1963. 237 с.

Сафонова Т. А., Ермолаев В. И. Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск, 1983. 152 с.

Сафонова Т. А., Митрофанова Е. Ю. Материалы к изучению видового состава водорослей озера Телецкого (Горный Алтай, Россия) // Альгология. 1998. Т. 8. № 1. С. 3—10.

Словарь иностранных слов. М., 1982. 52 с.

Стенин В. Н. Особенности диатомовой флоры современных ледниковых озер Полярного Урала // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1972. № 5. С. 66—73.

Стенина А. С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей бассейна реки Кары (Полярный Урал) // Споровые растения Крайнего Севера России. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 135). Сыктывкар, 1993. С. 12—25.

Стенина А. С. Диатомовые водоросли Пономаревского озера (Национальный природный парк «Югыд Ва») // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях европейского Северо-Востока. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 165). Сыктывкар, 2001. С. 37—49.

Стенина А. С., Коюшева Т. А. Диатомовые водоросли бентоса оз. Амбарты (Большеземельская тундра) // Споровые растения тундровых биоценозов. (Тр. Коми фил. АН СССР; № 49). Сыктывкар, 1982. С. 39—53.

Стенина А. С., Тетерюк Б. Ю., Патова Е. Н. Растительные сообщества прибрежных экотонов озера в долине р. Вангыр на Приполярном Урале // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-Востока. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 165). Сыктывкар, 2001. С. 20—36.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Павлова О. А. Таксономический состав фитопланктона основных притоков Ладожского озера и реки Невы // Новости систематики низших растений. СПб., 2001. Т. 35. С. 34—55.

Флеров Б. К. Пресноводные водоросли Белушьего полуострова на Новой Земле // Тр. Пловуч. Мор. науч. ин-та. 1925. Вып. 12. С. 15—47.

Харитонов В. Г. О диатомовых водорослях р. Анадырь // Новости систематики низших растений. Л., 1978. Т. 15. С. 62—68.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли бентоса водоемов о-ва Врангеля // Новости систематики низших растений. Л., 1981. Т. 18. С. 33—39.

Харитонов В. Г. Своеобразие флоры диатомовых водорослей бассейна р. Анадырь в связи с палеогеографией Берингиды // Матер. X Всесоюз. симпоз. «Биогеография Берингийского сектора Субарктики». Владивосток, 1986. С. 7—18.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли-индикаторы благополучия реофильных экосистем // Наука на Северо-Востоке России: к 275-летию Российской академии наук. Магадан, 1999. С. 208—215.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Achnanthaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 53—61.

Черняева Г. П. Диатомовые водоросли донных отложений Северного Байкала // Донные отложения Байкала. М., 1970. С. 144—156.

Ширшов П. П. Планктон арктических вод: Избранные труды. М., 1982. 255 с.

Штина Э. А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 96 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область: Докл. XII Междунар. бот. конгр. Л., 1978. С. 9—104.

Cleve P. T., Grunow A. Beitrage zur Kenntniss der Arctischen Diatomeen // Bih. Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl. Stockholm, 1880. Bd 17. H. 2. 122 S.

Grunow A. Die Diatomeen von Franz Josefs-Land // Denkschriften der Kaiserl. Akad. Der Wissenschaft. Mathem. Naturwissensch. Classe. 48. Wien, 1884. S. 53—112.

Potapova M. Epilithic algal communities in rivers of the Kolyma Mountains, NE Siberia, Russia // Nova Hedwigia. 1996. Vol. 63. N 3—4. P. 309—334.

Stenina A. S., Patova E. N., Noordhuis R. Phytoplankton // Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995—1999) / Ed. by M. R. van Eerden. Lelystad, Netherlands, 2000. P. 99—113; 289—308.

VanLandingham S. L. Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. J. Crammer, 1967—1969.

SUMMARY

The list of diatoms indicated by H. Lange-Bertalot, S. I. Genkal and N. V. Vekhov as new to Russia and the Russian Arctic is revised. According to earlier published data, 30 taxa from the list are not new to Russia, and more than 70 — to the Russian Arctic.

УДК 561.26 (4)

© Н. И. Стрельникова,[1] Е. Фортанье,[2] Д. П. Коциолек[2]

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ *AULACODISCUS HIRTUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. I. STRELNIKOVA, E. FOURTANIER, J. P. KOCIOLEK.
NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF *AULACODISCUS HIRTUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: diatomspb@mail.ru
[2] California Academy of Sciences, Golden Gate Park
San Francisco, CA 94118, USA
E-mail: efourtanier@CalAcademy.org

Изучение в СЭМ позволило уточнить форму и структуру створок *Aulacodiscus hirtus* Barker et Meakin.

Ключевые слова: *Aulacodiscus hirtus*, *Bacillariophyta*, морфология, двугубые выросты, эоцен.

Морфологию панцирей рода *Aulacodiscus* исследовали многие (Burke, Woodward, 1963—1969; Burke, 1969—1973; Ross, Sims, 1970; Sims, Holms, 1983; Hendey, Sims, 1984; Round et al., 1990). Однако только около 30 видов из 250 известных в литературе изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). *Aulacodiscus hirtus* описан J. W. Barker и S. H. Meakin (1949) из эоценовых отложений в районе Камышлова на Урале (Свердловская обл.). В литературе этот вид никем больше не упоминался. В диатомитах карьера «Киргизское» на р. Эмба (Казахстан) встречены многочисленные экземпляры этого вида, что позволило уточнить некоторые особенности его морфологии.

Материалом послужили образцы белесого диатомита 6/407, 7а/410, залегающего в основании разреза диатомового карьера «Киргизское» на р. Эмба, в районе г. Актюбинск, Казахстан. Образцы собраны В. Н. Беньямовским (Геологический институт РАН) и переданы на кафедру ботаники С.-Петербургского университета. Материал обработан магистром кафедры ботаники А. Л. Швецовой, описание разреза и состав комплексов диатомовых водорослей приведены в ее магистерской диссертации «Материалы к палеогеновым диатомовым водорослям Казахстана» (2003).

Строение панциря изучено с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) марки LEO1450VP и в световом микроскопе (СМ) Leica DMRB в Калифорнийской академии наук.

Aulacodiscus hirtus Barker et Meakin, 1949, 301, pl. 37, fig. 1.
Табл. I, *1—4*; II, *1—8*.

Створки круглые, 60—190 мкм в диам. (в описании Barker, Meakin (1949) приводят размеры 110—220 мкм), центральная часть приподнята и образует фигуру в виде креста. Край створки и сектора между приподнятой частью плоские, находятся почти на одном уровне. Структура из локулярных ареол в радиальных рядах со сплошным наружным крибрумом. Вся наружная поверхность створки покрыта шипиками (табл. II, *1*, *4*), что хорошо видно в СМ. Локула на продольном сломе неправильной округло-угловатой формы с крибрумом на наружной и фораменом на внутренней поверхности (табл. I, *4*), на поперечном сколе локула четырехугольной формы (табл. II, *3*). Радиальное расположение ареол отчетливо прослеживается в СЭМ только с внутренней стороны по расположению фораменов (табл. II, *7*), в центре 4—5 ареол в ряду и столько же рядов ареол в 10 мкм, к краю несколько мельче, 6—7 ареол и рядов ареол в 10 мкм. В центре створки имеется розетка из более крупных удлиненных ареол, что можно наблюдать в СМ, а в СЭМ — в случае разрушенного наружного слоя и велума (табл. II, *5*). От центра створки к выростам идут гиалиновые лучи, ограниченные двумя рядами ареол, в СЭМ лучи хорошо заметны на внутренней поверхности створки (табл. I, *1*, *2*; II, *7*). Четыре выроста расположены вблизи края створки по концам крестообразно приподнятых секторов, на конусовидных выпуклостях, отделенных от центральной части створки неглубокими бороздами (табл. II, *1*, *6*). Двугубые выросты на наружной поверхности створки имеют вид гриба на длинной ножке, 11—12 мкм выс., диаметр ножки около 5—6 мкм, и со слегка расширенной шляпкой 11—12 мкм диам. (табл. II, *1*, *2*, *6*). Внутренний канал некоторых двугубых выростов затянут пленкой (возможно, это артефакт). На внутренней поверхности двугубые выросты открываются подковообразной щелью с утолщенными краями, ориентированной параллельно радиусу створки (табл. I, *3*; II, *8*).

При исследовании необходимо различать наружную и внутреннюю поверхности створки, наружная поверхность шиповатая, внутренняя — гладкая, с отчетливыми рядами фораменов. Barker and Meakin (1949, p. 12, pl. 24, fig. 4) описали *Aulacodiscus gemmatus* как очень редкую форму из отложений Камышлова и Шарлово, для которой характерно наличие розетки из удлиненных ареол в центре створки. Не исключено, что авторы встретили створку с разрушенным верхним слоем и крибрумом. От *Aulacodiscus gemmatus* и близкого вида *Aulacodiscus allorgei* Chenevère (1934) *Aulacodiscus hirtus* отличается шиповатой поверхностью створки. F. Hustedt (Schmidt, 1958) приводит изображения *A. hirtus* из Камышлова (Taf. 461, *3*, *4*), а в комментарии сравнивает этот вид с *A. jütlandicus* Kitton? (in Schmidt's Atlas, Taf. 41, *5*)и высказывает предположение об их идентичности, однако без изучения типового материала Kitton'a не берется утверждать их тождество. Hustedt также отмечает сходство с *Aulacodiscus gemmatus* Ba. et Me.

Aulacodiscus hirtus Ba. et Me. известен из раннеэоценовых отложений Урала (Камышлов) и на р. Эмба («Киргизское» месторождение диатомитов).

Благодарности

Авторы благодарны Dr. D. Wiliams — куратору Диатомовой коллекции отделения ботаники Музея естественной истории (Botany Department of the Natural History Museum, London) за предоставленную возможность ознакомиться с голотипом вида.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-48711).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Швецова А. Л. Материалы к палеогеновым диатомовым водорослям Казахстана. Магистерская диссертация. 2003. Место хранения рукописи: Кафедра ботаники биолого-почвенного ф-та Санкт-Петербургского государственного университета.

Barker J. W., Meakin S. H. New and rare diatoms // Journ. Quekett Microsc. Club, series 4. 1949. Vol. 2. № 6. P. 301—303.

Burke J. F. A review of the genus *Aulacodiscus*. Staten Island Institute of Arts and Sciences. New York, 1969—1973. P. 261—350. ATLAS. Pl. 1—25.

Burke J. F., Woodward J. B. A review of the genus *Aulacodiscus*. Staten Island Institute of Arts and Sciences. New York, 1963—1969. P. 1—260.

Chenevière E. Sur un dépôt fossile marin à diatomées situé à Kamischev (Russie centrale) // Bulletin de la Société Française de Microscopie. 1934. Vol. 3(3). P. 103—107.

Hendey N. I., Sims P. A. Aulacodiscus barbei spec. nov. and *Aulacodiscus longicornis* Barker & Meakin (*Bacillariophyceae*), two closely related Eocene species // Microscopy. 1984. Vol. 35. P. 124—133.

Ross R., Sims P. Studies of *Aulacodiscus* with the scanning electron microscope // Nova Hedwigia. 1970. Bh. 31. P. 49—88.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge University Press. 1990. 747 p.

Schmidt A. Atlas der Diatomaceenkunde. 1958. Academie—Verlag. Berlin. Heft 105—116.

Sims P. A., Holms R. W. Studies on the «kittonii» group of *Aulacodiscus* species // Bacillaria. 1983. Vol. 6. P. 267—292.

SUMMARY

A study with the scanning electron microscope allowed to circumstantiate the valve shape and structure of *Aulacodiscus hirtus* Barker et Meakin.

УДК 582 (571.1/5) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 7

© М. В. Олонова

О ВАРЬИРОВАНИИ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ У СИБИРСКИХ КСЕРОМОРФНЫХ ВИДОВ *POA* СЕКЦИИ *STENOPOA* (*POACEAE*)

M. V. OLONOVA. ON THE VARIABILITY OF THE MAIN CHARACTERS OF SIBERIAN XEROMORPHIC SPECIES OF *POA* SECTION *STENOPOA* (*POACEAE*)

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: olonova@bio.tsu.ru

Поступила 29.01.2004
Окончательный вариант получен 29.11.2004

Изучена изменчивость основных качественных признаков (опушение оси колоска, опушение нижней цветковой чешуи между жилками и по каллусу, длина язычка) сибирских ксероморфных видов *Poa* секции *Stenopoa* как в целом по сибирской части ареала, так и в отдельных популяциях. Всего исследовано более 300 листов гербария и 44 популяции. Установлено, что все признаки очень сильно варьируют и в пределах ареала, и внутри популяций и поэтому не могут использоваться в качестве основы при описании новых видов.

Ключевые слова: биоразнообразие, популяции, *Poa*, секция *Stenopoa*, Сибирь, признаки, изменчивость.

Географическое положение Сибири, ее геологическая история, многочисленные катастрофические изменения земной поверхности и климата обусловили не только необыкновенное разнообразие ландшафтов и местообитаний, но и способствовали широкому развитию интрогрессивной гибридизации и полиплоидизации входящих в ее флору видов. Преимущественно горный рельеф, с одной стороны, обусловил наличие многочисленных рефугиумов для теплолюбивых видов, а с другой — способствовал изоляции и сохранению образовавшихся форм. В результате даже обычные и широко распространенные виды на территории Сибири претерпели различные изменения и образовали многочисленные различающиеся морфологические формы и разновидности.[1] Можно предположить, что различия между формами носят не только морфологический, но и кариологический характер, однако, к сожалению, кариологические исследования мятликов на территории Сибири носили случайный характер (Крогулевич, Ростовцева, 1984).

---

[1] Хотя последний таксономический ранг и не включен в Международный кодекс ботанической номенклатуры, Н. Н. Цвелёв (2003), признавая его значительную неопределенность, считает его выделение вполне допустимым этапом на пути к более полному познанию биологического разнообразия и указывает на то, что бывает важно отметить морфы, отличающиеся от типа особым названием, чтобы обратить на них внимание в последующих исследованиях.

Вместе с тем отметим, что систематическое изучение сибирской флоры началось немногим более 100 лет назад, и, несмотря на завершение 14-томной Флоры Сибири, эта громадная и разнообразная в ландшафтном и климатическом отношении, но слабо освоенная и малонаселенная территория до сих пор остается недостаточно исследованной в ботаническом отношении. Перед сибирскими ботаниками стоит двоякая задача: с одной стороны, потребности практики, необходимость создания и улучшения «флор» и определителей требуют заключения о количестве видов на территории Сибири и об их границах, с другой — требуется изучить в полном объеме таксономическую составляющую биоразнообразия, выявить не только виды, но и различные внутривидовые таксоны — подвиды и разновидности.

Как известно, эволюция в секции *Stenopoa* шла по пути ксерофилизации (Серебрякова, 1965; Цвелёв, 1972) и проходила на оптимальном тетраплоидно-гексаплоидном уровне. Это способствовало гибридизационному процессу (Пробатова, 1991). Все сибирские виды секции *Stenopoa* Dum. (за исключением *Poa glauca* Vahl s. l., представляющего самостоятельную ветвь эволюции) предположительно произошли от 2 мезоморфных видов — лугового *P. palustris* L. и лесного *P. nemoralis* L. Типичные представители этих видов хорошо различаются морфологически: у первого из них голая ось колоска и длинный, свыше 2 мм, язычок, в то время как у второго ось колоска опушена и язычок не превышает 1 мм. Эти признаки сохранились в процессе эволюции и у более ксероморфных видов и могли бы служить маркерами двух эволюционных ветвей, берущих начало от *P. palustris* и *P. nemoralis*. Однако уже на самом первом этапе эволюции мезоморфные виды оказывались включенными в гибридизационные процессы (Цвелёв, 1972), что приводило к смешиванию этих признаков.

Виды, образующие ксероморфную группу, находятся на высшей ступени эволюции секции, высоко специализированы, отличаются большим полиморфизмом и тесно связаны между собой. Эта группа может быть выделена в известной мере условно, поскольку связана как с мезо-ксероморфным комплексом (виды родства *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev.), так и с комплексом *P. glauca* Vahl s. l. Маркером группы является положение верхнего узла. У ксероморфных видов он находится в пределах нижней 1/6 части стебля. Кроме того, для видов этой группы характерны слабо облиственный стебель, очень узкие, чаще всего свернутые листовые пластинки, узкая метелка с короткими, прижатыми к оси веточками.

В разное время и разными авторами для территории Сибири приводилось 8 таксонов (видов и подвидов) секции *Stenopoa*, которые морфологически и экологически могут быть отнесены к ксероморфной группе. Это *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom. (типовой подвид и subsp. *orientalis* Olon.), *P. argunensis* Roshev., *P. attenuata* Trin. (типовой подвид, subsp. *tshuensis* (Serg.) Olon., subsp. *dahurica* (Trin.) Gubanov), *P. rangkulensis* Ovcz. et Czuk. и *P. reverdattoi* Roshev. Однако, как и в случаях с другими видовыми комплексами этой секции, не было и нет единого мнения ни о ранге большинства таксонов, ни об объеме, ни о месте в системе. Долгое время все ксероморфные мятлики секции с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями относили к *P. argunensis*. Позднее пришло понимание того, что алтайская высокогорная популяция значительно ближе к высокогорному *P. attenuata*, чем к восточносибирскому степному *P. argunensis* (Цвелёв, 1976; Олонова, 1992).

Первым видом из этой группы в 1835 г. с Алтая был описан высокогорный *P. attenuata*, годом позже из Забайкалья — *P. dahurica* Trin., отличающийся от него голым каллусом нижней цветковой чешуи (Soreng et al., 2004).

Poa serotina β *botryoides* Trin. была описана в 1852 г., впоследствии эта разновидность была возведена В. Л. Комаровым (1927) в ранг вида. Р. Ю. Рожевиц (1934), следуя В. Л. Комарову, рассматривал *P. botryoides* как самостоятельный вид. *Poa botryoides* subsp. *orientalis* Olon. был описан в 2000 г. из Восточной Сибири. От типового этот подвид отличается голым каллусом нижней цветковой чешуи (Олонова, 1998).

Poa argunensis была описана Р. Ю. Рожевицем (1934) из Восточной Сибири и во Флоре СССР приводится только для Даурии как невысокие растения с длинным (2.5—3 мм) язычком, узкой, сжатой метелкой, с пучком длинных извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи и — самая характерная его особенность — опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями. В этом же году из Хакасских степей Р. Ю. Рожевицем был описан другой ксероморфный мятлик с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуйками — *P. reverdattoi*, при этом отмечалось его эндемичное ангаро-саянское распространение (Рожевиц, 1934). В качестве основных морфологических признаков, отличающих *P. reverdattoi* от *P. argunensis*, можно назвать голый каллус нижней цветковой чешуи и более короткий язычок, не превышающий 2 мм. Остальные признаки существенно перекрываются.

При обработке алтайских материалов по группе высокогорных ксероморфных мятликов Л. П. Сергиевская (1957) обнаружила особи, у которых нижняя цветковая чешуя была также опушена между жилками. Алтайские растения, как высокогорные, отличались от *P. argunensis* более низкими стеблями (до 25 см) и более короткими метелками. Поскольку от забайкальских *P. argunensis* они по существу отличались только высотой, Л. П. Сергиевская отнесла их к *P. argunensis* в качестве высокогорной разновидности var. *tshuensis* Serg. Н. Н. Цвелёв (1976) счел более правильным отнести эту разновидность к *P. attenuata*.

Еще один вид с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями — *P. rangkulensis* — был описан в 1956 г. П. Н. Овчинниковым и А. П. Чукавиной (1956) с восточного Памира как маленькое, до 10—11 см выс., серовато-зеленое растение. Стебли при основании одеты короткими отмершими влагалищами, язычок до 2 мм дл., метелка сжатая, нижняя цветковая чешуя между жилками коротковолосистая, волоски на каллусе нижней цветковой чешуи редкие, длинные, но хорошо заметные (Овчинников, Чукавина, 1956). По основным морфологическим признакам этот вид сходен с *P. argunensis* var. *tshuensis*, в качестве главной отличительной особенности этого вида Н. Н. Цвелёв (1976) отмечает наличие в дерновинке укороченных вегетативных побегов.

Все рассматриваемые виды формально легко распознаются по сочетанию состояний следующих признаков — высоте стебля, характеру поверхности нижних цветковых чешуй и их каллуса (см. таблицу). Только *P. reverdattoi* отличается от морфологически близкого *P. argunensis*, помимо голого каллуса нижней цветковой чешуи, еще и более коротким, не превышающим 2 мм язычком и более крупными (5—6 мм) колосками. Такие признаки, как характер поверхности оси колоска и длина язычка, являющиеся маркерами филогенетических ветвей секции, в систематике ксероморфных видов почти не используются. Из ключа для определения мятликов, составленного Н. Н. Цвелёвым (1976), следует, что у всех вышеназванных видов ось колоска голая или покрыта короткими шипиками или бугорками. Тем не менее эти признаки представляют интерес для установления родства и воссоздания

Основные различия между ксероморфными сибирскими мятликами секции *Stenopoa*

Каллус нижней цветковой чешуи	Нижняя цветковая чешуя между жилками			
	голая		опушенная	
	h > 25 (30) см	h < 25 (30) см	h > 25 (30) см	h < 25 (30) см
Опушенный	*P. botryoides* Н	*P. attenuata* В	*P. argunensis* Н	*P. attenuata* subsp. *tshuensis* *P. rangkulensis* В
Голый	*P. botryoides* subsp. *orientalis* Н	*P. dahurica* Н + В	*P. reverdattoi* Н	—

Примечание. Н — низкогорный, В — высокогорный вид, h — высота растения.

вероятной картины филогенеза. Помимо морфологических различий вышеназванные виды различаются по высотной приуроченности: подвиды *P. attenuata* и *P. rangkulensis* являются высокогорными, подвиды *P. botryoides*, *P. argunensis* и *P. reverdattoi* не поднимаются выше среднего горного пояса, а *P. dahurica*, отличающаяся от *P. attenuata* и *P. bortyoides* только отсутствием характерного пучка волосков на каллусе, одинаково часто встречается во всех горных поясах.

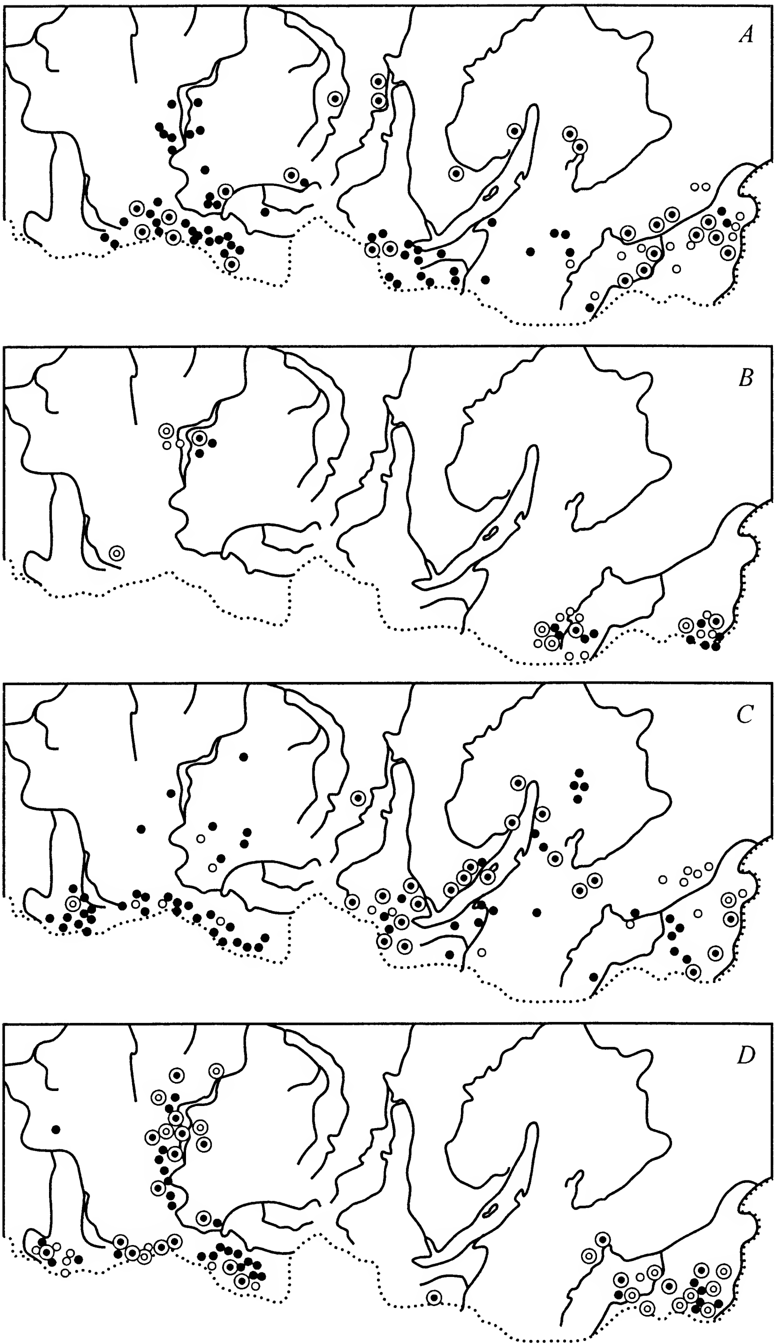
Целью данной работы явилось исследование разнообразия и изменчивости ксероморфных видов мятликов секции *Stenopoa* на территории Сибири. Эта группа является одной из наиболее сложных в систематическом отношении; в то же время виды этой группы являются доминантами и эдификаторами степных растительных сообществ, и поэтому их изучение имеет большое практическое значение. В задачи исследования входило: 1) оценка основных морфологических признаков, использующихся в систематике изучаемой группы; 2) выявление изменчивости этих признаков в популяциях; 3) выявление территорий, обладающих наибольшим разнообразием форм. Корректная классификация этого разнообразия, установление ранга и родства таксонов — задача следующего исследования.

В работе были использованы материалы, собранные автором во время экспедиций в разные районы Сибири, и коллекции, любезно предоставленные для изучения следующими гербариями: KW, LE, MHA, MW, NS, NSK, SSBG, TK и VLAD.

Сопоставление диагнозов ксероморфных мятликов секции *Stenopoa* показало, что основными отличительными признаками видового уровня являются характер поверхности нижних цветковых чешуй, каллуса и оси колоска, а также высота растений и длина язычка.[2] Просмотр обширного гербарного материала показал, что в природе встречаются самые разнообразные сочетания этих признаков, и в связи с этим возникает вопрос: какие их сочетания (морфы) встречаются в природе, и, наконец, как эти морфы распространены в Сибири? Для этого была предпринята попытка нанести на карту закодированные сочетания таких признаков, как высота стебля (высокорослые — более 25(30) см и низкорослые — менее 25(30)), характер поверхности нижних цветковых чешуй (голые или опушенные между жилками), характер поверхности каллуса нижней цветковой чешуи (голый или опушенный), и, наконец, оси колоска (голая или опушенная). Каждое такое закодированное сочетание состояний признаков соответствует одной изученной особи. К сожалению, недостаток места не позволил разместить все морфы на одной карте, и их пришлось разделить на нескольких (рис. 1).

---

[2] Два последних признака являются количественными, но в данном случае рассматриваются как дискретные качественные, поскольку учитывается не абсолютная высота или длина, а принадлежность к той или иной группе, где изучаемый признак варьирует в определенных пределах.



каллус	ось колоска	
	опушенная	голая
опушенный	◉	●
голый	◎	○

Рис. 1. Распространение ксероморфных мятликов секции *Stenopoa* в Южной Сибири.

Распространение тех или иных сочетаний исследованных признаков показало следующее.

Как высокорослые (рис. 1, *A*, *B*), так и низкорослые растения (рис. 1, *C*, *D*) встречаются по всему региону. При этом в верхнем горном поясе отмечаются только низкие особи, в то время как в нижнем и среднем — особи самой разной высоты, от 9.0 (степи Хакасии) до 52.5 см (Читинская обл.). Высота растения, как известно, очень сильно зависит от условий произрастания, и степные особи из нижнего горного пояса, которые в нормальных условиях отличаются относительно высоким ростом, при ухудшении условий произрастания могут приобрести карликовую форму. Нередко удавалось наблюдать, что особи одной и той же популяции, выросшие в разных условиях, например под кустом и на открытом пространстве, очень существенно различались по высоте.

Это ставит под сомнение корректность разделения степного *P. botryoides* и высокогорного *P. attenuata* (с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями), а также степного *P. argunensis* и высокогорного *P. attenuata* subsp. *tshuensis* (с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями) только на основании различий по высоте стебля.

Особи с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *B*, *D*) практически отсутствуют в Бурятии (там известно только 1 местонахождение), встречаясь на Алтае, в Хакасии и Туве и затем снова появляясь в Читинской обл. При этом на Алтае они встречаются только в верхнем горном поясе, в Туве — и в верхнем, и в нижнем, а в Хакасии и Читинской обл. — только в нижнем.

Особи как с голым, так и с опушенным каллусом нижней цветковой чешуи распространены по всему региону, однако в восточной части региона особи с голым каллусом встречаются существенно чаще, чем в западной (особенно среди низкорослых экземпляров; рис. 1, *C*, *D*), и обитают они как в верхнем, так и в нижнем горном поясах.

Особи как с голой, так и с опушенной осью колоска также отмечаются по всему региону.

Чтобы решить, насколько корректно выделение вышеназванных видов только по формальному сочетанию данных признаков, необходимо рассмотреть, как распространены те или иные морфы и могут ли они быть признаны видами или подвидами, поскольку известно, что каждый вид или подвид должен обладать своим ареалом или хотя бы занимать свою экологическую нишу (в данном случае, поскольку все эти виды степные, свой горный пояс).

Исследования гербарных материалов и анализ выборок из популяций показали, что почти все перечисленные в таблице формальные сочетания признаков соответствуют уже описанным сибирским таксонам. Исключение составляет низкорослая форма с голым каллусом и опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями. Такое сочетание характерно только для высокогорного гималайского *P. lahulensis* Bor (Rajbhandari, 1991). У географически более близкого центральноазиатского *P. koelzii* Bor разные авторы отмечают как голый каллус, так и с пучком волосков (Цвелёв, 1968; Rajbhandari, 1991; Wu, Wang, 1999). При этом почти все вышеназванные сочетания представлены в природе 2 вариантами: с голой и с опушенной осью колоска, что не отмечено в диагнозах. Исключение составил только *P. botryoides* subsp. *orientalis*: высокорослых особей с голыми между жилками ниж-

---

A — высота более 25 см, нижние цветковые чешуи между жилками голые: *B* — высота более 25 см, нижние цветковые чешуи между жилками опушенные: *C* — высота менее 25 см, нижние цветковые чешуи между жилками голые; *D* — высота менее 25 см, нижние цветковые чешуи между жилками опушенные.

ними цветковыми чешуями, голым каллусом и при этом с опушенной осью колоска пока обнаружено не было. При этом нельзя утверждать, что сочетание голого каллуса и опушенной оси колоска в принципе невозможно. У низкорослых особей данного вида оно встречается, хотя, надо признать, достаточно редко, особенно в группе с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями.

Изучение географического распространения различных морф показало, что почти все они встречаются по всему Южно-Сибирскому региону. Различные состояния исследуемых признаков практически не образуют устойчивых сочетаний, имеющих определенную географическую приуроченность. Не обнаруживается и строгой поясной приуроченности: формально низкорослые особи с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями и голым каллусом должны быть отнесены к высокогорному гималайскому *P. lahulensis*, но на рис. 1, *D* видно, что они встречаются не только в высокогорьях Юго-Восточного Алтая, где их нахождение хотя бы как-то объяснимо, но и в степях нижнего горного пояса Тувы и даже в Читинской обл., где они обыкновенно рассматриваются как вариант *P. argunensis*. Та же морфа, но с опушенной осью колоска, встречается как в низкогорных степях Хакасии, так и в Читинской обл., и тоже обычно рассматривается как *P. argunensis*. Определенную географическую приуроченность имеют только высокорослые особи с голым каллусом и голой осью колоска, которые описаны как *P. botryoides* subsp. *orientalis* и отличаются от типовой разновидности голым каллусом нижней цветковой чешуи. Они встречаются только в восточной части региона (рис. 1, *A*). Варианта с опушенной осью колоска, как уже упоминалось ранее, обнаружено не было.

В основном все изученные признаки варьируют хаотично, встречаясь в самых разных сочетаниях по всему региону, но для того чтобы сделать окончательный вывод об их непригодности для систематики данной группы, необходимо установить их устойчивость в пределах отдельных популяций. Для того чтобы получить представление об изменчивости изучаемых признаков на популяционном уровне, были установлены частоты проявления их состояний (%) в разных популяциях, а чтобы выявить возможную согласованность их варьирования, было представлено соотношение различных состояний в пределах каждой отдельно взятой популяции.

Для изучения были отобраны 44 популяции с Алтая, из Западной Тувы, Приенисейских степей, Южной Бурятии, Байкала, Читинской обл. и Якутии. В каждой популяции исследовалось от 25 до 30 особей. Принимались во внимание следующие признаки: опушение нижней цветковой чешуи между жилками (отсутствует, слабо выражено или присутствует только на одной стороне, хорошо выражено), каллус нижней цветковой чешуи (голый или с пучком длинных извилистых волосков), ось колоска (голая или с бугорками, с волосками). Кроме того, была исследована изменчивость длины язычка, потому что этот признак является одним из маркирующих филогенетические ветви и также используется, хотя и ограниченно, для разделения видов. Как известно, в систематике секции *Stenopoa* этот количественный признак чаще всего используется как качественный, обычно учитываются 3 его состояния: равен или менее 1 мм; более 1 мм, но менее 2; равен и более 2 мм. Поскольку высота стебля в популяциях в основном была постоянной (или выше 25(30) см или ниже), специальных исследований этого признака на популяционном уровне не проводилось, хотя он и принимался во внимание.

Местоположение исследованных популяций: 1, 2, 3 — Юго-Восточный Алтай, урочище Сайлюгем, высокогорная степь; 4, 5, 6 — Юго-Восточный Алтай, окр. пос. Кош-Агач, разнотравно-злаковая степь; 7 — Юго-Восточный Алтай, Курайский хр., предгорная каменистая степь; 8 — Юго-Восточный Алтай, Курайский хр., р. Тобожок, разреженный лиственничник; 9 — Юго-Восточный Алтай, Курайский хр., р. Тобожок, разнотравно-злаковая степь; 10 — Юго-Восточный Алтай, р. Чеган-Узун, каменистая степь; 11 — Юго-Восточный Алтай, урочище Мохро-Оюк, степь; 12 — Горный Алтай, Чулышманский хр., высокогорная степь; 13 — Западная Тува, Монгун-Тайгинский р-н, верховья р. Шара-Харагай, щебнистый склон; 14, 15 — Западная Тува, хр. Цаган-Шибету, окр. с. Мугур-Аксы, каменистая степь; 16 — Западная Тува, Бай-Тайгинский р-н., окр. с. Тэли, каменистая степь; 17 — Западная Тува, Бай-Тайгинский р-н, при впадении р. Шоон-Хем в Хемчик; 18 — Западная Тува, Бай-Тайгинский р-н, горы Поодвей, разнотравно-злаковая степь; 19 — Хакасия, окр. с. Табат, остепненные склоны; 20 — Хакасия, окр. с. Тугужеково, солонцеватая степь; 21 — Хакасия, окр. Черногорска, южный щебнистый склон; 22 — Юг Красноярского края, окр. пос. Усть-Абакан, южный, щебнистый склон; 23 — Юг Красноярского края, Усть-Абаканский р-н, окр. пос. Чарково, вострецово-ковыльная степь; 24 — Красноярский край, Минусинский р-н, гора Оглахты, береговые склоны у Енисея; 25 — Красноярский край, Минусинский р-н, устье р. Тубы, скалистый остепненный склон; 26 — Хакасия, Ширинский р-н, окр. оз. Беле, каменистый склон; 27 — Тува, Уюкский хр., южный каменистый склон; 28 — Бурятия, Окинский р-н, окр. с. Орлок, остепненный луг; 29 — Бурятия, Джидинский р-н, окр. дер. Харацой, остепненный склон; 30 — Бурятия, Кяхтинский р-н, окр. с. М. Кудра, степь; 31 — Бурятия, Баунтовский р-н, р. Хайрат, приток Амалата, щебнистый склон; 32 — Иркутская обл., Ольхонский р-н, петрофитная степь; 33 — Иркутская обл., о-в Ольхон, дер. Песчанка, сосновый лес; 34 — Иркутская обл., Ольхонский р-н, Байкало-Ленский заповедник, остепненный склон по берегу оз. Байкал; 35 — Иркутская обл., южная часть о-ва Ольхон, остепненный склон; 36 — Читинская обл., окр. с. Харанор, степь; 37 — Читинская обл., окр. с. Суово-Бодона, остепненный склон; 38 — Читинская обл., Оловяннинский р-н, 72 разъезд, вострецовая степь; 39 — Читинская обл., Агинский р-н, окр. Тукчанского дацана, южный щебнистый склон; 40 — Читинская обл., окр. с. Борзя, луг на дне пади; 41 — Читинская обл., окр. с. Борзя, степь; 42 — Читинская обл., Борзинский р-н, окр. с. Кондуй, разнотравно-злаковая степь; 43 — Читинская обл., Александровский р-н, окр. с. Пури, остепненный луг; 44 — Якутия, Олекминский р-н, окр. дер. Нерюктит, разнотравная степь.

Анализ полученных данных позволил установить следующее (рис. 2).

Все изученные признаки чрезвычайно сильно варьируют внутри популяций. Из 44 исследованных популяций только 2 — 11-я и 42-я — оказались гомогенными по всем 4 признакам. При этом морфологические типы этих популяций не соответствуют ни одному произрастающему в Сибири виду. Первая из них ближе всего к *P. dahurica*, но отличается от него коротким, менее 1 мм дл., язычком (Н. Н. Цвелёв указывает для этого вида язычок от 1 до 3 мм), а вторая морфологически ближе всего к *P. lahulensis*, но сильно отличается от него по высоте стеблей. Это низкогорная восточносибирская популяция, высота особей в которой варьирует от 30.2 до 52.5 см. Настоящий *P. lahulensis*, как известно, низкорослый высокогорный гималайский вид, и нахождение его в степях Восточной Сибири весьма проблематично. Таким образом, ни одна из 44 популяций не может быть полностью отнесена к какому-либо сибирскому виду *Stenopoa*, а в различной мере сочетает состояние признаков, используемых в систематике этой группы.

Исследование показало, что в Восточной Сибири, куда не заходят ни *P. reverdattoi*, ни тем более гималайский высокогорный *P. lahulensis*, нередко встречаются как отдельные особи (рис. 1, *B*, *D*), так и целые популяции растений с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями и голым каллусом. В восточносибирских популяциях 21, 29, 38, 40, 42 (рис. 2, *A*, *B*) эти состояния стабильно присутствуют, что характерно именно для двух последних видов и не характерно для типичного *P. argunensis*, который замещает в восточносибирских степях *P. reverdattoi*. Популяции 19, 23, 26, 36, 39, 41 и 43 в разной степени неоднородны по своим признакам или хотя бы по одному из них. Этот внутрипопуляционный полиморфизм ставит под сомнение возможность использования таких признаков, как опушение поверхности каллуса и нижних цветковых чешуй между жилками, в качестве основных для разграничения *P. rangkulensis*, *P. reverdattoi* и *P. argunensis*.

В наибольшей степени характер опушения нижних цветковых чешуй варьирует на Алтае и в пограничной с ним Западной Туве, где в основном сосредото-

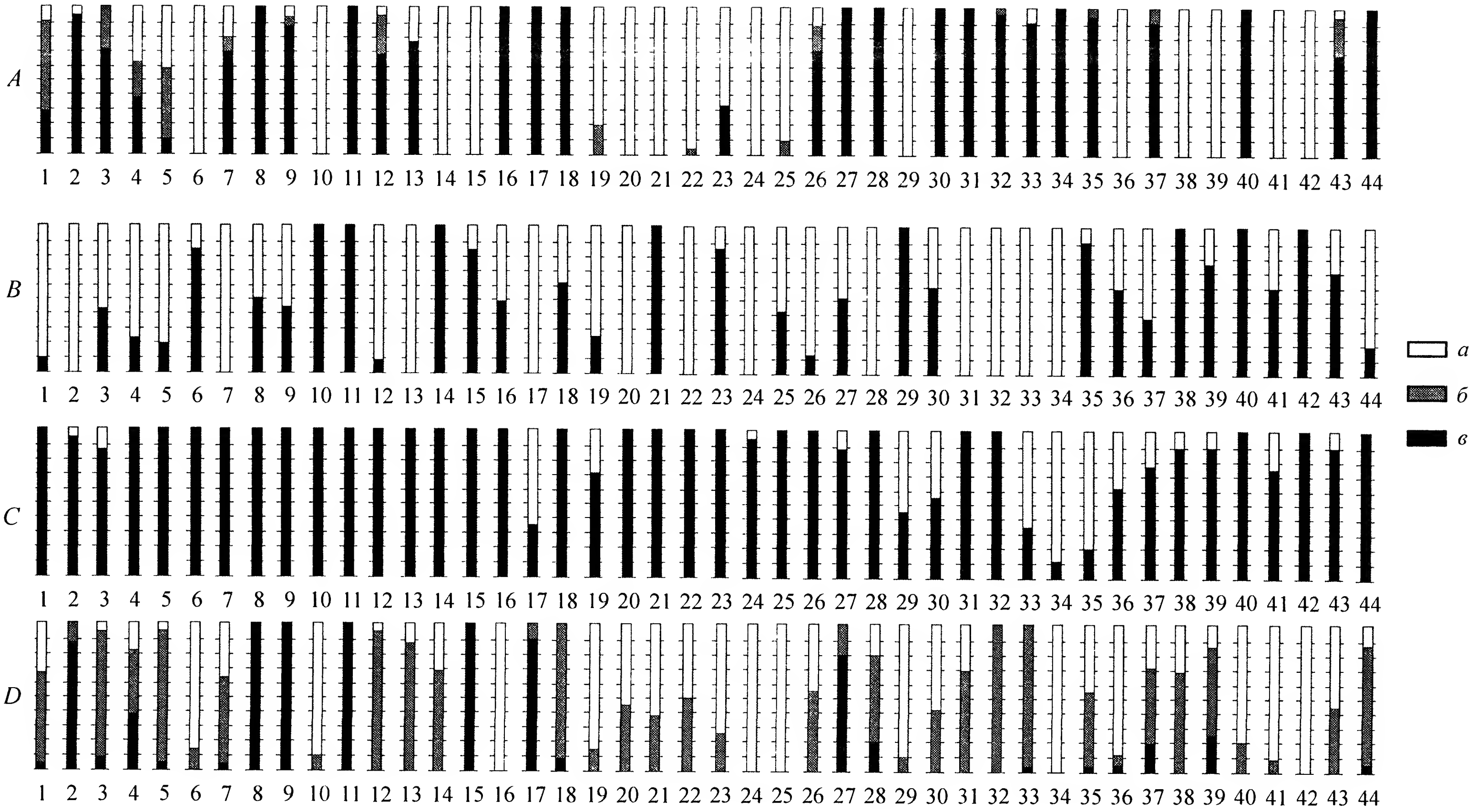


Рис. 2. Частота проявлений состояний качественных признаков в отдельных популяциях ксероморфных мятликов секции *Stenopoa* в Сибири.

A — опушение нижней цветковой чешуи: *а* — отсутствует, *б* — слабо выражено, *в* — хорошо выражено; *B* — каллус нижней цветковой чешуи: *а* — голый, *б* — с пучком длинных извилистых волосков; *C* — ось колоска: *а* — голая, *б* — с волосками; *D* — длина язычка: *а* — равна или менее 1 мм; *б* — более 1 мм, но менее 2 мм; *в* — равна или более 2 мм. Местонахождения популяций указаны в тексте. По оси абсцисс — номера популяций, по оси ординат — процентное содержание особей с различным состоянием признака в популяции.

чены популяции, сочетающие особи и с голыми, и в разной степени опушенными нижними цветковыми чешуями (рис. 2, *A*). В популяциях 1, 4, 5, 7, 12 встречаются все 3 учитываемые состояния этого признака, в то время как в более восточных популяциях наблюдается несколько бóльшая однородность, часто встречаются популяции как только с голыми (27, 28, 30, 31, 34, 40, 44), так и только с опушенными (20, 21, 23, 29, 36, 38, 39, 41, 42) нижними цветковыми чешуями. При этом не наблюдается никакой согласованности с варьированием других признаков.

Более высокой вариабельностью отличается второй из исследованных признаков. Голый каллус нижних цветковых чешуй характерен, помимо названных, для таких подвидов, как *P. attenuata* subsp. *dahurica* и *P. botrioydes* subsp. *orientalis*. Цветки как с голым, так и с опушенным каллусом были отмечены в 24 популяциях из 44 исследованных (рис. 2, *B*). В 7 популяциях (10, 11, 14, 21, 29, 38, 42) у всех нижних цветковых чешуй каллус был голым, а в 13 популяциях (2, 7, 13, 17, 20, 22, 24 и др.) — с характерным пучком длинных извилистых волосков. При этом в восточной части региона наблюдается некоторое увеличение в популяциях доли особей с голой осью колоска, что особенно заметно у высокорослых низкогорных мятликов. Такая же тенденция отмечается и при изучении географического распределения состояний этого признака у отдельных особей (рис. 1). Тем не менее не удалось выявить устойчивых сочетаний состояния этого признака с другими.

Опушенная ось колоска, как известно, встречается у мятликов секции *Stenopoa* относительно редко.

Исследование показало, что не нашлось ни одной популяции, где у всех особей ось колоска была бы опушена (рис. 2, *C*). Наоборот, в 27 популяциях ось колоска была голой или покрытой бугорками у всех анализируемых особей. В тех же популяциях, где встречались особи с опушенной осью колоска, в 13 преобладали особи с голой осью и лишь в пяти (17, 29, 33, 34, 35) — с опушенной. 3 из этих популяций находятся у оз. Байкал, 1 — в Южной Бурятии и 1 — в Западной Туве. И в целом, как показали исследования, это состояние признака более характерно для Восточной Сибири, где находятся почти все популяции, в которых были обнаружены особи с опушенной осью колоска, за исключением 3-й и 17-й (рис. 2, *C*). При этом не обнаружилось видимой связи между характером поверхности оси колоска и каким-то другим качественным признаком.

Анализ показал (рис. 2, *D*), что длина язычка также может варьировать в довольно широких пределах. В 11 популяциях встречались особи с язычками всех 3 размерных групп, причем во всех, кроме популяции 36, преобладал язычок «промежуточного» размера длиннее 1 мм и короче 2. В 4 популяциях (8, 9, 11 и 15) отмечались только особи с язычками короче 1 мм. В 4 популяциях (24, 25, 34 и 42) — все особи с язычками длиннее 2 мм, и только в одной (32) все особи были с язычками длиннее 1 мм и короче 2. Соотношение состояний этого признака может служить подтверждением имевшей место гибридизации между основными филумами секции, один из которых берет начало от *P. nemoralis*, у которого язычок короче 1 мм, а второй — от *P. palustris*, у которого длина язычка превышает 2 мм. Интересно отметить, что все 4 популяции, на 100 % состоящие из особей с язычками короче 1 мм, происходят из Западной Тувы, в то время как все 4 популяции, на 100 % состоящие из особей с язычками длиннее 2 мм, расположены в Восточной Сибири. Видимой связи между длиной язычка и какими-то другими качественными признаками также не обнаружилось.

Выводы

1. Удалось установить нахождение на территории Сибири практически всех возможных вариантов сочетания таких признаков, как высота стебля, характер поверхности оси колоска, нижних цветковых чешуй и их каллуса (за исключением высокорослых особей с голым каллусом и опушенной осью колоска, которые обнаружить так и не удалось), и определить географическое распространение морф.

2. Различные состояния признаков практически не образуют устойчивых сочетаний, ограниченных в своем распространении отдельным районом. Только 1 морфа приурочена к определенному району, а остальные в разной степени распространены по всему региону. Высокорослые особи приурочены к нижнему и среднему горным поясам, в то время как низкорослые встречаются повсюду.

3. Анализ варьирования вышеназванных признаков в популяциях показал, что все они отличаются такой высокой изменчивостью и варьируют настолько хаотично, что ни одна из изученных популяций не может быть полностью отнесена к какому-либо сибирскому виду *Stenopoa*, а в различной мере сочетает состояния признаков, использующихся в систематике этой группы. Столь высокий полиморфизм, с одной стороны, а с другой — хаотичное и несогласованное варьирование признаков, в том числе и маркирующих филогенетические ветви, могут служить дополнительным свидетельством об имевшей место гибридизации между 2 филумами секции и позволяют предполагать гибридное происхождение ксероморфной группы.

4. В силу столь высокой изменчивости даже в пределах отдельных популяций исследованные признаки не могут служить основой ни для разграничения видов, ни тем более для описания новых. Разделение видов только на основании этих признаков носит формальный характер и не отражает хода филогенеза. Хотя это обстоятельство не позволяет использовать данные признаки для разграничения видов, изучение их распространения и частот проявления их состояний в популяциях может прояснить происхождение видов секции и родственные связи между ними.

5. Проведенные исследования позволили расширить имеющиеся представления о морфологическом разнообразии мятликов на территории Сибири. Наиболее богатым по разнообразию форм мятликов оказался Юго-Восточный Алтай. Здесь же наблюдалась и наиболее сильная внутрипопуляционная изменчивость признаков, что согласуется с данными о богатстве различных сибирских флор (Малышев и др., 2000).

Благодарности

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелёву за многочисленные консультации и советы, Н. С. Ростовой и анонимному рецензенту за ценные критические замечания и редактирование статьи, а также кураторам гербариев, предоставившим коллекции для просмотра и изучения.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В. Л. Очерк растительности Якутии. Л., 1927. 26 с.

Крогулевич Р Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 288 с.

Малышев Л. И., Байков К. С., Доронькин М. В. Флористическое деление Азиатской России на основании количественных признаков // Krylovia. 2000. Т. 2. № 1. С. 3—16.

Овчинников П. Н., Чукавина А. П. Новые виды мятликов из Таджикистана // Изв. Отд. естеств. наук АН ТаджССР. 1956. Т. 17. № 40. С. 37—44.

Олонова М. В. К изучению морфологической изменчивости *Poa argunensis* Roshev. на территории Южной Сибири // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 76—85.

Олонова М. В. Система и конспект мятликов (*Poa* L.) в Сибири // Turczaninovia. 1998. Т. 1. Вып. 4. С. 3—17.

Пробатова Н. С. Число хромосом и систематика злаков СССР // Систематика и эволюция злаков. Краснодар, 1991. С. 92—93.

Рожевиц Р. Ю. Мятлик — *Poa* L. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 366—426.

Сергиевская Л. П. К изучению злаков Сибири // Сист. зам. мат. Герб. Томск. ун-та. 1957. № 81. С. 7—10.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 11. С. 1536—1556.

Цвелёв Н. Н. Злаки // Растения Центральной Азии. Л., 1968. Вып. 4. 246 с.

Цвелёв Н. Н. К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1972. Т. 9. С. 47—54.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. О внутривидовых таксонах у высших растений // XI Междунар. совещ. по филогении растений. М., 2003. С. 105—106.

Rajbhandari K. R. A revision of genus *Poa* L. (*Gramineae*) in the Himalaya // Himalayan Plants. Univ. of Tokio Press. 1991. Vol. 2. P. 169—263.

Soreng R. J. et al. Catalogue of New World grasses. 2004. http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.htlm

Wu Y., Wang Q. The grasses of Karakorum and Kunlun mountains. Xining: Qinghai People's Publishing House. 1999. 168 p.

SUMMARY

The variability of the main characters (ligula length, rachilla pubescence, and pubescence of lemma between veins and its callus) of Siberian xeromorphic *Poa* of *Stenopoa* section was studied both in Siberian part of the range in whole, and in separate populations. More than 300 samples and 44 populations were studied. The research has shown, that all the characters are variable very much even within the populations, therefore they cannot be used as basic for description of new species.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.273

© К. Л. Виноградова

РОД *RHODOMELA* (*RHODOMELACEAE*, *RHODOPHYTA*) ВО ФЛОРЕ СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

K. L. VINOGRADOVA. THE GENUS *RHODOMELA* (*RHODOMELACEAE*, *RHODOPHYTA*) IN THE FLORA OF NORTHERN SEAS OF RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.03.2005

В результате таксономической ревизии установлено, что во флоре евразийских морей Северного Ледовитого океана род *Rhodomela* представлен 3 видами — *R. confervoides*, *R. tenuissima*, *R. sibirica*. Вид *R. lycopodioides* рассматривается как конспецифичный *R. confervoides*; присутствие во флоре вида *R. virgata* не подтвердилось. Распространение *R. tenuissima* в Северном Ледовитом океане ограничено Чукотским и Восточно-Сибирским морями. В статье обсуждаются таксономия, родственные связи, особенности распространения видов, приводятся их описания с учетом изученного регионального материала.

Ключевые слова: *Rhodomela*, *Rhodophyta*, виды, таксономия, распространение, северные моря, Россия.

Объем рода *Rhodomela* и входящих в него видов трактуется не однозначно. По современным представлениям к нему относят *R. confervoides* (Hudson) Silva (= *R. subfusca*), *R. lycopodioides* (L.) Ag., *R. virgata* Kjellm., *R. tenuissima* Rupr., *R. sibirica* A. Zin. et Vinorg. (недавно описанный северотихоокеанский вид *R. pennata* Perestenko, 1994, здесь не обсуждается). При этом бесспорным является только первый вид, остальные не всеми рассматриваются как самостоятельные и в разных комбинациях объединяются с первым видом и между собой. Поскольку эти виды указывались в северных морях России, при проведении ревизии флоры *Rhodophyta* этих морей потребовалось уточнение их систематического положения на основе критического сравнительного изучения морфологии и анализа признаков, используемых в разделении и диагностике видов.

В настоящей статье представлены результаты таксономической ревизии видов *Rhodomela*, обитающих в евразийском секторе Северного Ледовитого океана, обсуждаются вопросы их систематики и географического распространения. На основе изученных материалов дается описание видов.

Материал и методика

Материалом для проведения сравнительного морфологического анализа послужили обширные гербарные и фиксированные коллекции, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), представленные образцами из разных морей Северного Ледовитого океана и бореальных морей Атлантиского и Тихого океанов, охватывающие весь ареал рода. Они включают в себя сборы различных коллекторов, в том числе материалы, собранные автором статьи в разные годы, позволяющие проследить сезонную и экологическую изменчивость видов, типовые образцы, образцы, на основании которых сделаны те или иные литературные указания.

Результаты и обсуждение

Анализ показал, что видоспецифичными признаками у изученных представителей рода *Rhodomela*, имеющими диагностический вес, являются особенности ветвления, анатомическое строение (характер клеток на поперечном срезе), характер репродуктивных веточек, размеры и форма цистокарпов, размеры карпоспор.

Вид ***R. lycopodioides*** (L.) Ag. был описан из Шотландии на основании своеобразной, плауновидной, внешней формы слоевища, создаваемой многочисленными короткими адвентивными веточками, густо покрывающими основные ветви. Уже W. H. Harvey (1846) отмечал, что вид связан с *R. subfusca* (*R. confervoides*) переходными формами. Х. Гоби (Gobi, 1878), ссылаясь на сходство этих видов по анатомической структуре и отсутствие морфологического хиатуса между ними, придал виду статус формы *R. subfusca* f. *lycopodioides* (L.) Gobi. Такую трактовку подтвердил L. K. Rosenvinge (1923—1924). Тем не менее во многих региональных флористических сводках начиная с F. Kjellman (1883) и до последнего времени *R. lycopodioides* указывается, хотя нередко и с долей сомнения, как самостоятельный вид со множеством форм (Levring, 1937; Зинова, 1955; Taylor, 1957; Lund, 1959; Jaasund, 1965; Masuda, 1982; Maggs, Hommersand, 1993, и др.).

Морфологическое своеобразие *R. lycopodioides* четко проявляется при наличии густого опушения основных ветвей короткими адвентивными веточками и при слабом развитии или иногда отсутствии более длинных опадающих веточек ограниченного роста. Однако степень опушенности оказывается весьма изменчивым признаком. Короткие веточки могут быть более или менее густыми, редкими, единичными, развиваться по всем ветвям на отдельных участках или совсем отсутствовать. Они могут быть простыми шиловидными, слабо разветвленными или прорастать в длинные веточки ограниченного роста. Подобные вариации, нашедшие отражение в многочисленных таксономических формах и субформах вида (Kjellman, 1883), можно проследить не только сравнивая растения из разных местообитаний и географических районов, но и в пределах одной популяции. Способность к образованию коротких адвентивных веточек не является признаком только этого вида. Она отмечается и у *R. confervoides*, поэтому речь идет лишь о количественном проявлении этого признака. Но поскольку и у *R. lycopodioides* веточки развиваются в разной мере, диагностическое значение признака исчезает. Это подтверждается присутствием большого числа промежуточных форм, имеющих признаки обоих видов (табл. I, *2—7*). Различий между *R. lycopodioides* и *R. confervoides* в анатомическом строении нет, на что справедливо указывал Х. Гоби (Gobi, 1878). Оно характеризуется (в поперечном сечении) округло-многоугольными толстостенными, беспорядочно расположенными клетками внутренней коры, образующими до 4—5 слоев, и мелкоклеточной наружной корой, состоящей из 1—2 или многих слоев. Поскольку все другие изученные виды рода имеют свои особенности внутреннего строения, этот признак, несомненно, является диагностически значимым. Местоположение репродуктивных структур, форма и размеры цистокарпов, размеры карпоспор и тетраспорангиев также идентичны у обоих видов. *R. lycopodioides* встречается по всему ареалу *R. confervoides*, будучи более характерной для высокобореальных районов, в частности она обычна на южном побережье Баренцева моря и в Белом море. В определенной мере форма с «плаунообразным» слоевищем приурочена к мелководью — в Баренцевом и Белом морях она часто встречается в нижнем горизонте литорали и в сублиторальной кайме, вместе с тем приуроченность той или иной формы к определенным глубинам не является настолько строгой, чтобы можно было говорить о них как об экологических формах и как о самостоятельных таксонах. Результаты сравнительного изучения подтверждают точку зрения Х. Гоби (Gobi, 1878) и L. K. Rosenvinge (1923—1924) о конспецифичности *R. confervoides* и *R. lycopodioides*, включая все внутривидовые таксоны последнего, в том числе f. *tenuissima* (Rupr.) Kjellm. применительно к указаниям этой формы в приатлантической Арктике (см. ниже). Не имея оснований для выделения *R. lycopodioides* в качестве географической расы или экологической формы *R. confervoides*, можно лишь утверждать, что это особая форма роста, которая проявляется при определенном сочетании температурных и световых условий.

Вид ***R. tenuissima*** (Rupr.) Kjellm. был описан из Охотского моря (как *Fuscaria tenuissima* Ruprecht, 1850). F. Kjellman (1875) указал этот вид на побережье Шпицбергена, переведя его в род *Rhodomela*, но позднее (Kjellman, 1883) стал трактовать его как одну из многочисленных форм *R. lycopodioides*, характерную для арктических районов и распространенную по всему Северному Ледовитому океану от Шпицбергена до северо-восточного побережья Сибири. Точка зрения F. Kjellman была широко принята и нашла отражение в большинстве работ по флоре арктических и тихоокеанских морей, за исключением ряда работ российских альгологов (Виноградова, 1973б, 1978, 1990, 1992; Перестенко, 1994). Серьезное опровержение позиции F. Kjellman было высказано Л. П. Перестенко (1994), показавшей наличие достаточно серьезных отличий тихоокеанского бореального вида *R. tenuissima* от *R. lycopodioides* по ветвлению, анатомическому строению, размерам и форме цистокарпов, распространению. Вследствие неоднозначной трактовки статуса этого таксона был изучен материал из различных районов Северного Ледовитого океана и дальневосточных морей, включая типовой материал Ф. Рупрехта, и проведена ревизия литературных указаний *R. tenuissima* и *R. lycopodioides* f. *tenuissima* по имеющимся образцам.

В протологе *Fuscaria tenuissima* F. Ruprecht (1850), отмечая сходство нового вида с атлантическим *Fuscaria variabilis* (= *R. confervoides*), в качестве отличительных признаков называл: резкие различия по толщине между основными ветвями, т. е. главной осью и ветвями 1-го порядка, и веточками последующих порядков; отсутствие характерных для атлантического вида щитковидных пучочков в конечных разветвлениях; крупную по сравнению с окружающими центральную клетку, полость которой заполнена золотистым веществом; многочисленные нежные цистокарпы. Сравнивая свой вид с *R. lycopodioides*, Рупрехт отмечает, что иногда встречающиеся у *F. tenuissima* щиткообразное расположение ветвей первого порядка и развитие густых пучков веточек сближает этот вид с летней формой вида *F. lycopodioides*. Вместе с тем весенняя форма *F. lycopodioides* характеризуется толстыми, грубыми, прямостоячими прижатыми ветвями, в то время как у *F. tenuissima* они слабые, сгибающиеся, отходящие под тупым углом. Следует отметить, что характер ветвления и внешняя морфология, на которые опирается Рупрехт, весьма изменчивы у видов *Rhodomela*, поскольку обусловлены разным количеством ветвей неограниченного роста в зависимости от возраста, степенью развития опадающих в определенный период однолетних веточек ограниченного роста и адвентивных веточек. Поэтому при сравнении двух близких видов эти признаки не могут иметь основного диагностического веса, но служат хорошими дополняющими признаками. К характерным особенностям внешней морфологии *R. tenuissima* можно отнести следующие признаки ветвления: ветви первых порядков располагаются преимущественно в нижней половине несущих ветвей; ветви 2—3-го порядков, особенно когда в них отсутствуют веточки последующих порядков, собраны метелками; многочисленные конечные веточки не образуют верхушечных пучочков и кисточек (табл. II, *1*, *2*). Эти особенности четко выражены у популяций вида в Беринговом и Охотском морях и несколько смазаны в арктических, где растения не достигают полного морфологического развития. Более определенные отличия *R. tenuissima* от других видов, в первую очередь от *R. confervoides* (включая и *R. lycopodioides*), проявляются в анатомическом строении. У *R. tenuissima* центральная часть, состоящая из центральной, перицентральных и 1 слоя мелких округлых клеток, резко отличается от многослойной внутренней коры, которая сложена субквадратными и субпрямоугольными клетками, расположенными радиальными и концентрическими рядами (табл. II, *3*). При этом, как отмечал F. Ruprecht, центральная клетка действительно часто заполнена желтоватым гомогенным содержимым. Кроме того, у *R. tenuissima* цистокарпы более мелкие и имеют несколько уплощенную форму. Следует подчеркнуть, что для видов *Rhodomela* характерно образование на одном растении многочисленных цистокарпов, находящихся на разных стадиях развития, среди которых встречаются, особенно в высокоширотных районах, много недоразвитых, поэтому различия в размерах касаются только зрелых цистокарпов. Комплекс названных признаков, характеризующих *R. tenuissima*, имеет географическую приуроченность. Он проявляется у растений из Берингова, Охотского, Японского морей, а также из Чукотского и Восточно-Сибирского морей. Форма, которая указывалась как *R. lycopodioides* f. *tenuissima* в приатлантическом секторе Арктики, по своим анатомическим и репродуктивным признакам отличается от *R. tenuissima* и совпадает с *R. confervoides*. Особенности биологии, которые часто обсуждаются в литературе при характеристике видов *Rhodomela*, в частности приуроченность размножения к определенным сезонам, вряд ли можно использовать как таксономический критерий применительно к этой группе водорослей, поскольку для этого нужны более точные сравнительные данные по термопатии, полученные в контролируемых условиях; косвенных данных по собранным образцам недостаточно. Поэтому указания F. Kjellman (1883) на то, что *R. lycopodioides* f. *tenuissima* размножается на побережье Шпицбергена круглый год, нельзя рассматривать как ее отличительный признак. Достаточно сказать, что в условиях Мурмана у *R. confervoides* формирование органов размножения начинается зимой (в феврале) или осенью, фертильные веточки сохраняются в первом случае до осени, во втором — до зимы, т. е. могут быть встречены круглый год (Шошина, 2001). Внешнее морфологическое сходство обсуждаемой формы с *R. tenuissima* из восточных сибирских морей, обусловленное прежде всего незначительной толщиной ветвей, можно объяснить сходной реакцией на арктические условия. Выявленные отличительные признаки убедительно подтверждают точку зрения о том, что *R. tenuissima* представляет собой самостоятельный вид (Ruprecht, 1850; Перестенко, 1994).

В литературе (Перестенко, 1994) вид указывался как бореальный тихоокеанский с единственным местонахождением за пределами Тихого океана в Чукотском море у мыса Томпсон (Chihara, 1967). По полученным данным он достоверно распространен на азиатском побережье Чукотского моря и в Восточно-Сибирском море. Данных о распространении вида вдоль арктического побережья Сев. Америки нет. Во всяком случае в восточной части Канадской Арктики он отсутствует.

Вид ***R. sibirica*** A. Zin. et Vinogr. был описан на обширном материале, собранном в Беринговом море. По внешней морфологии и характеру ветвления он чрезвычайно сходен с *R. lycopodioides* f. *flagellaris*, описанной F. Kjellman (1883) с северного побережья Шпицбергена. Своеобразие этой формы отмечалось в литературе неоднократно. Однако отсутствие в протологе f. *flagellaris* описания репродуктивных структур, поскольку в распоряжении F. Kjellman имелись только стерильные образцы, а также указание на сходство по структуре слоевища с другими формами *R. lycopodioides* не позволили ограничиться изменением ранга этой формы и новой комбинацией, поэтому вид был описан под новым названием (Виноградова, 1973а). Признаками, отличающими *R. sibirica* от видов *R. confervoides* и *R. tenuissima*. являются небольшое количество порядков ветвей, длинные конечные ветви, единичные короткие адвентивные веточки или полное их отсутствие (табл. I, *1*); радиально ориентированные, более крупные, чем перицентральные, клетки внутренней коры; развитие репродуктивных органов на специальных субмикроскопических веточках, образующихся на главной оси и ветвях 1-го порядка (табл. II, *4—6*).

Наибольшее сходство вид обнаруживает с *R. virgata* по таким существенным признакам, как структура слоевища, а также строение и местоположение репродуктивных органов. Различия заключаются в характере ветвления и степени развития веточек ограниченного роста. Видовой статус *R. virgata* Kjellm. признается не всеми. Автор вида (Kjellman, 1883) считал его хорошо отличимым от *R. subfusca* и *R. lycopodioides* по морфологии, анатомии, строению репродуктивных веточек. фенологии, прежде всего по коротким, 1—2 мм, и коротко живущим репродуктивным веточкам, развивающимся зимой на многолетних ветвях, а также по отсутствию резкой границы между клетками внутренней и внешней коры. L. K. Rosenvinge (1923—1924) придал ему статус формы *R. subfusca*, поскольку нашел промежуточные формы между ними, а существующие различия объяснил произрастанием *R. virgata* на больших глубинах. Тем не менее в последующей литературе за *R. virgata* чаще сохранялся статус вида. По литературным данным вид имеет ограниченное распространение. Он отмечен в районе Датских проливов, на Гельголанде, на атлантическом побережье Сев. Америки (род Айленд, Массачусетс). Указания *R. virgata* в российских морях ошибочны. В большинстве своем они относятся к *R. confervoides*, иногда к *R. sibirica*. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) вид *R. virgata* представлен единичными образцами, что не позволило провести его ревизию. Тем не менее имеющиеся описания и изображения вида с очевидностью свидетельствуют о его сходстве и эволюционной близости с *R. sibirica* и отсутствии оснований для объединения с *R. confervoides*. Можно допустить, что *R. virgata* и *R. sibirica* конспецифичны, однако для утверждения этого требуется более тщательное изучение *R. virgata*.

Род *Rhodomela* относится к трибе *Rhodomeleae*, которая включает в себя еще 3 близких рода — *Odonthalia* и бореальные северотихоокеанские роды *Beringiella* и *Neorhodomela*. Связи и эволюционные тенденции в пределах трибы трактуются на основе способа ветвления, наличия и структуры трихобластов, местоположения и строения репродуктивных веточек, количества тетраспорангиев на сегмент (Hommersand, 1963; Masuda, 1982). Более примитивными признаками в пределах трибы считаются билатерально симметричное слоевище с поочередно двусторонним ветвлением, отсутствие вегетативных трихобластов, положение сперматангиев и прокарпов на многорядных веточках, попарное расположение тетраспорангиев в каждом сегменте. Наоборот, спиральное ветвление, образование сперматангиев и прокарпов на измененных веточках (фертильных трихобластах), расположение тетраспорангиев по одному на сегмент являются более продвинутыми признаками. В соответствии с этим самым примитивным и исходным среди родов считается род *Odonthalia*, самым специализированным и высокоорганизованным — род *Neorhodomela*. Такая трактовка эволюционных тенденций в развитии признаков, возможно, справедлива, если рассматривать все семейство в целом, тогда как в данной небольшой, в целом сравнительно с другими трибами молодой, группе родов она представляется менее применимой. Наличие у *Odonthalia* при двустороннем ветвлении слоевища спирально разветвленных редуцированных репродуктивных веточек, которое рассматривается как свидетельство начальных попыток перехода к спиральному ветвлению, с той же степенью достоверности можно трактовать как остаточное явление, свидетельствующее о наличии спирального ветвления в прошлом. Отсутствие у *Odonthalia* и *Beringiella* вегетативных трихобластов скорее может быть результатом вторичной утраты, поскольку эта структура в целом является характерной для всего семейства. Различия между родами по приуроченности сперматангиев и прокарпов к фертильным трихобластам или к многорядным веточкам не столь очевидны, поскольку у *Odonthalia*, *Rhodomela* и *Neorhodomela* в большей или меньшей степени в образовании сперматангиев и прокарпов участвуют и фертильные трихобласты, и многорядные веточки. По характеру образования тетраспорангиев все 3 рода принципиально не различаются. Из сравнения этих родов по морфологическим и репродуктивным признакам и ареалам можно заключить, что трибу *Rhodomeleae* составляют, несомненно, эволюционно близкие роды, формирование которых происходило за счет как утраты, так и приобретения тех или иных признаков. Происхождение трибы легко увязать с северотихоокеанским регионом, где сформировались рано разделившиеся роды *Neorhodomela* и *Odonthalia*, представленные в северной Пацифике многими видами. Эти роды дали начало более молодым родам *Rhodomela* и *Beringiella*. Род *Rhodomela* наиболее близок к *Neorhodomela* по таким признакам, как радиально организованное слоевище и спиральное ветвление, наличие и характер образования вегетативных трихобластов, закладка прокарпов на фертильных трихобластах.

Современный ареал рода *Rhodomela* охватывает бореальные воды Атлантического океана, Северный Ледовитый океан и бореальные воды Тихого океана, преимущественно у берегов Азии. Центр распространения и происхождения рода, судя по ареалам и родственным связям входящих в него видов, в отличие от других родов трибы, находится за пределами Тихого океана, по-видимому в ледовитоморском регионе, однако связь с тихоокеанскими предковыми формами, в частности с родом *Neorhodomela*, несомненна.

Логично допустить, что родоначальный вид рода имел широкий ареал в Северном Ледовитом океане при бореальных условиях, дав в последующем начало двум близким видам — североатлантическому *R. confervoides* и северотихоокеанскому *R. tenuissima*. Современное присутствие этих видов в ледовитоморских морях можно трактовать как результат расширения северной границы их распространения. Вид *R. sibirica* уместно считать автохтонным ледовитоморским видом, который проник в Тихий океан вдоль азиатского побережья и в северные районы Атлантического, дав начало у побережья Северной Европы виду *R. virgata*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Ветви 1—2(3) порядков, прутовидные. Клетки внутренней коры в поперечном сечении многоугольно-овальные, радиально вытянутые, крупнее перицентральных; наружная кора по всему слоевищу 1—2-слойная. Органы размножения на адвентивных субмикроскопических веточках до 1 мм дл. . . . . *R. sibirica*

— Ветви 2—5(6) порядков. Внутреннее строение слоевища иное. Органы размножения на обычных веточках последних порядков и на адвентивных веточках 3—15 см дл. 2

2. Клетки внутренней коры в поперечном сечении округло многоугольные, не ориентированные радиально; наружная кора в старых частях слоевища многослойная . . . . *R. confervoides*

— Клетки внутренней коры в поперечном сечении округло четырехугольные, расположенные радиальными и концентрическими рядами; наружная кора из 1—2 или нескольких слоев . . . . *R. tenuissima*

Rhodomela confervoides (Hudson) Silva

Silva, 1952 : 268; Taylor, 1957 : 334, tab. 40, fig. 9; Kornmann, Sahling, 1977 : 252, tab. 145; Lee, 1980 : 65; Masuda, 1982 : 216, fig. 3—5, tab. 1, 2, 8 A—E; South, Tittley, 1986 : 56; Maggs, Hommersand, 1993 : 293, fig. 89; Виноградова, 1995 : 59. — *R. lycopodioides* (Linnaeus) Agardh, 1822 : 377; Harvey, 1846 : tab. 50; Kjellman, 1875 : 8; 1877 : 10; 1883 : 107, tab. 9, 1—3 (excl. f. *flagellaris*); Rosenvinge, 1893 : 796; Зинова, 1912 : 288, рис. 37 (incl. f. *flagellaris*); 1929а : 17; 1929б : 106; А. Зинова, 1955 : 201, рис. 166, 167; Taylor, 1957 : 344; Lund, 1959 : 226 (excl. f. *flagellaris*); Lee, 1980 : 65 (excl. f. *flagellaris*); Jaasund, 1965 : 145, fig. 39; South, Tittley, 1986 : 56; Maggs, Hommersand, 1993 : 295, fig. 90; Виноградова, 1995 : 59. — *R. lycopodioides* f. *tenuissima* (Rupr.) Kjellman, 1883 : 109, 116 p. p.; Зинова, 1925 : 90; 1927 : 33; Lund, 1951 : 22. — *R. subfusca* (Woodward) Agardh, 1822 : 378; Kjellman, 1875 : 5; 1877 : 11; Gobi, 1878 : 24; Зинова, 1912 : 291, рис. 38, 39; 1929а : 28; Rosenvinge, 1923—1924 : 451, fig. 412 A, 414—417, 418 d, e (excl. f. *virgata*); Kylin, 1944 : 86, tab. 30, fig. 84, 85; Waern, 1952 : 225, fig. 94, 95; А. Зинова, 1955 : 199, рис. 164. — *R. subfusca* f. *lycopodioides* (Linnaeus) Gobi, 1878 : 24. — *R. tenuissima* (Ruprecht) Kjellman, 1875 : 6, fig. 1, 2 (quoad plantam); 1877 : 10. — *Fucus confervoides* Hudson, 1762 : 474. — *F. lycopodioides* Linnaeus, 1767 : 717. — *F. subfuscus* Woodward, 1791 : 131. — *Rhodomela larix* auct. non Ag.: Зинова, 1912 : 295. — *R. virgata* auct. non Kjellman: Зинова, 1912 : 291; 1956 : 50.

Exsicc. Collins, Holden, Setchell, 1895 : N93 *R. subfusca*; 1909 : N1598 *R. subfusca*.

Слоевище 7—20, до 35 см дл., темно-красное, почти черное или красно-коричневое, грубо- и тонко нитевидное, кустисто разветвленное, растущее небольшими дерновинками. Главная ось обычно отчетливая, 0.5—1(1.3) мм толщ., покрытая ветвями неограниченного и ограниченного роста, образующими от 1 до 4(6) порядков. Ветви 1-го (2-го) порядка длинные, подобные главной оси, многолетние, у молодых растений отсутствуют. Ветви последующих порядков постепенно становятся тоньше и короче, конечные веточки 200—100 мкм в диам., часто собранные пучочками и метелками, однолетние, опадающие. Ветви всех порядков расположены равномерно вдоль несущей оси или более густо в верхней части. Ветвление спиральное в последовательности 1/4 или 2/7, маскируемое адвентивными ветвями и тогда неправильно поочередное, местами сближенное и пучковатое. Адвентивные ветви образуются в пазухах ветвей или по всему слоевищу, редкие или многочисленные, подобные обычным веточкам или короткие шиловидные. Главная ось и ветви неограниченного роста часто более или менее густо покрыты ветвями одного порядка, но разных размеров и формы — короткими прямыми или загнутыми веточками шиловидной и веретеновидной формы и более длинными разветвленными веточками. Трихобласты до 500 мкм дл., почти бесцветные, простые или 1—2 раза псевдодихотомически разветвленные, образуются на верхушках ветвей всех порядков, присутствуют не всегда. На поперечном срезе центральная клетка 55—90(120) мкм в диам., окружена (5)6—7(8) многоугольно-округлыми перицентральными клетками 50—90 мкм в диам. такого же размера, как центральная, или немного мельче ее, как исключение — крупнее; клетки внутренней коры образуют

1—4(5) слоя, во внутренних слоях округлые, толстостенные, крупные, подобные перицентральным, расположенные без порядка, по периферии более мелкие, иногда овальные и радиально ориентированные; наружная кора из 1—2 слоев пигментированных субквадратных клеток в молодых частях или утолщенная, часто неравномерно, образующая до 5—8(15) слоев субквадратных и овально-прямоугольных клеток, более интенсивно пигментированных в поверхностных слоях. Относительная степень развития наружной и внутренней коры различна. Клетки с поверхности изодиаметрические или более или менее вытянутые в длину, 15—40 × 10—25 мкм.

Тетраспорангии 100—150 × 80—150 мкм, выступающие, расположенные рядами по 2 в каждом сегменте в апикальных частях веточек 2 последних порядков. Сорусы сперматангиев образуются в апикальных частях конечных веточек и на трихобластах, покрывая их сплошной муфтой, за исключением однорядной верхушки. Зрелые цистокарпы шаровидные, слегка кувшинчатые, на коротких ножках, 400—700 мкм в диам., перикарп без перистома или с несильно развитым горлышком. Карпоспоры булавовидные, с выраженной ножкой или без нее, 80—130(170) × × (35)40—70 мкм (табл. I, *2*—*7*; II, *7*, *8*).

Растет в широком диапазоне глубин от нижнего горизонта литорали до нижней границы фитали, преимущественно до 20 м, на скалистых, каменистых, песчано-каменистых грунтах, при разных степенях прибойности: от сильно прибойных открытых побережий до защищенных кутовых участков бухт, предпочитает хорошо промываемые местообитания; литофит и эпифит, часто на черешках ламинариевых. Многолетний вид, наиболее часто встречаются растения в возрасте 0+ и 1+ лет. На Мурмане интенсивный рост и формирование репродуктивных структур приурочены к весне, но фертильные растения встречаются в течение всего года.

Баренцево море: Мурман, юго-восточное побережье (п-ов Канин, Чешская губа, о-в Колгуев), Новая Земля, Земля Франца-Иосифа. Белое море: Горло, заливы Кандалакшский, Онежский, Двинский, Летний берег. Карское море: Новая Земля, южное побережье с близлежащими островами. Новосибирские острова. Арктическая Канада. Гренландия. Шпицберген.

Исландия. Европа от Норвегии до Иберийского п-ова. Америка от моря Баффина до Нью-Джерси (39—40° с. ш.).

Высокобореально-арктический атлантическо-ледовитоморской вид.

Rhodomela tenuissima (Ruprecht) Kjellman

Kjellman, 1875 : 6 (quoad nomen); Виноградова, 1973б : 44; 1978 : 10; 1990 : 86; 1992 : 15; 1997 : 37; Перестенко, 1994 : 193, табл. 48, 6. — *R. lycopodioides* f. *tenuissima* (Rupr.) Kjellman, 1883 : 109, 116 p. p.; Зинова, 1952 : 94; А. Зинова, 1957 : 166; Masuda, Shimizu, 1980 : 241, fig. 1—24; Masuda, 1982 : 227, fig. 6—16. — *Fuscaria tenuissima* Ruprecht, 1850 : 221, tab. 10. — *Rhodomela subfusca* auct. non Ag.: Chihara, 1967 : 196, fig. 8, A—C, tab. 4, C.

Слоевище 5—25(40) см дл., темно-коричневое, почти черное, тонко нитевидное, густо разветвленное, кустистое. Главная ось 0.4—1 мм толщ. внизу, резко или постепенно утончающаяся и теряющаяся в верхней части. Ветви 1—4(7) порядков. Ветвление неправильно спиральное, местами неравномерно сближенное, в конечных разветвлениях метельчатое. Ветви 1-го (2-го) порядка — неограниченного роста, подобные главной оси, нижние наиболее длинные. Более толстые нижние части главной оси и ветвей неограниченного роста, многолетние. Ветви последующих порядков мягкие, заметно более тонкие и густые, часто образующие более или менее выраженные метельчатые скопления, опадающие. Конечные веточки многочисленные, не образующие щитковидных пучочков и кисточек на верхушке.

Адвентивные ветви не пазушные, подобные обычным ветвям. Шиловидные веточки редкие, не образующие опушения. Вегетативные трихобласты в апикальной части ветвей всех порядков, простые или однократно псевдодихотомически разветвленные. На поперечном срезе: центральная клетка окружена 6—7 перицентральными клетками сходного с ней размера, 50—80 × 40—55 мкм, и слоем более мелких округлых клеток; клетки внутренней коры образуют 1—10 слоев, округло прямоугольные, расположенные радиальными и концентрическими рядами, резко отличающиеся от центральной части; клетки наружной коры пигментированные, морфологически слабо дифференцированные, образующие 1—2, до нескольких слоев.

Органы размножения развиваются в верхних частях веточек последнего и предпоследнего порядка. Тетраспорангии 80—140 × 50—115 мкм, выступающие, расположенные по 2 или 1 на сегмент четковидными сериями. Сперматангии сплошной муфтой, за исключением стерильной однорядной верхушки. Цистокарпы широкояйцевидные, часто уплощенные сверху, 250—450 мкм в диам., карпоспоры 60—100(130) × 20—70 мкм, различных размеров и формы от булавовидных до неправильных шаровидных (табл. I, *1—3*).

Растет в сублиторали на глубине 0—13 м при разных степенях прибойности. Характерен для ассоциаций, образуемых ламинариевыми, *Ahnfeltia plicata*, *Coccotylus truncatus*. В Восточно-Сибирском и Чукотском морях является обычным, часто встречающимся видом.

Восточно-Сибирское море: Чаунская губа. Чукотское море: Колючинская губа, Рыркапий, Питлекай, Чегытун, мыс Томпсон. Берингово море: залив Лаврентия, западное побережье, о-в Св. Лаврентия, Аляска. Юго-Вост. Камчатка. Охотское море. Японское море: российское побережье. Вост. Хоккайдо.

Арктическо-бореальный восточноледовитоморско-тихоокеанский вид.

Rhodomela sibirica A. Zinova et Vinogradova

Виноградова, 1973а : 22, рис. 1, 2; 1973б : 44; 1992 : 15; 1997 : 37; 1999 : 23; Кукк, 1984 : 24; Перестенко, 1994 : 195, табл. 48, 5. — *Rhodomela lycopodioides* f. *flagellaris* Kjellman, 1883 : 108, tab. 10, fig. 1, 2; Зинова, 1930 : 118; Lund, 1951 : 23, fig. 2; 1959 : 227; Wilce, 1959 : 74; Lee, 1980 : 65. — *R. virgata* auct. non Kjellm.: Зинова, 1929б : 107 pr. p.

Слоевище 6—25(30) см дл., темно-бурое, почти черное, упругое, грубо нитевидное, разреженно разветвленное. Главная ось отчетливая или к верхушке теряющаяся, до 1 мм толщ., в нижней части оголенная или с одиночными ветвями, в верхней — более обильно разветвленная, покрытая ветвями 1—2, до 3, порядков. Ветвление спиральное, неправильно поочередное, местами одностороннее и неравномерно сближенное. Ветви 1-го порядка длинные, до 15—20 см дл., прутовидные, подобные главной оси. Ветви 2-го порядка более тонкие и короткие, 2—4 см дл., простые или изредка разветвленные, обильные, отходящие равномерно по всей несущей ветви или более густо в верхней ее части, образуя метелки. Короткие вегетативные веточки ограниченного роста единичны или отсутствуют. На поперечном срезе: центральная клетка 22—40 × 22—40 мкм, более мелкая в ветвях и крупная в главной оси, окружена 5—6 перицентральными клетками такого же размера, как центральная, или заметно крупнее ее; клетки внутренней коры, образующие до 4 слоев, крупные, многоугольно-овальные, вытянутые и ориентированные радиально, пигментированные или бесцветные, с толстыми оболочками, 40—85 × 30—75 мкм; клетки наружной коры заметно более мелкие, 16—30 × 12—18 мкм, сильно пигментированные, образующие 1—2(3) слоя. Трихобласты отсутствуют.

Тетраспорангии, сперматангии и цистокарпы развиваются на специальных адвентивных репродуктивных веточках. Репродуктивные веточки субмикроскопические, 0.5—1 мм дл., полисифонные, разветвленные, расположенные беспорядочно со всех сторон длинных ветвей, легко опадающие. Тетраспорангии 18—25 × × 13—25 мкм, расположенные в 1—2 ряда в разветвлениях репродуктивных веточек. Сорусы со сперматангиями 40—90 мкм в диам., сплошь покрывающие конечные разветвления репродуктивных веточек, за исключением однорядной стерильной верхушки. Цистокарпы шаровидные, 60—150 мкм в диам., с однорядным неразветвленным шпорцем (табл. I, *1*; II, *6*).

Растет в нижнем горизонте литорали и в сублиторали на глубинах 3—13 м, на скалистых и каменисто-песчаных, часто заиленных, грунтах в полузащищенных от прибоя условиях, характерен для сообществ ламинариевых. Литофит.

Баренцево море: юго-восточное побережье. Карское море: Новая Земля. Новосибирские острова. Восточно-Сибирское море: Чаунская губа. Чукотское море: Колючинская губа, мыс Сердце-Камень, Чегытун, о-в Врангеля, Аляска. Море Бофорта. О-в Элсмира, Баффинова Земля, Гудзонов залив, сев. Лабрадор. Гренландия. Сев. Шпицберген.

Берингово море: заливы Креста, Карагинский. Юго-Восточная Камчатка. Охотское море. Сахалин.

Арктическо-высокобореальный циркумполярный ледовитоморско-западнотихоокеанский вид.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и программы «Биологическое разнообразие». Иллюстрации изготовлены О. Ю. Яковлевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. О новых видах *Rhodomela* Ag. и *Polycerea* J. Ag. из Берингова моря // Новости систематики низших растений. 1973а. Т. 10. С. 22—28.

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей на литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Новости систематики низших растений. 1973б. Т. 10. С. 32—44.

Виноградова К. Л. Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // Новости систематики низших растений. 1978. Т. 15. С. 3—11.

Виноградова К. Л. Морские водоросли Новосибирского мелководья (море Лаптевых) // Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод. Л., 1990. С. 80—88.

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей Чаунской губы (Восточно-Сибирское море) // Новости систематики низших растений. 1992. Т. 28. С. 8—16.

Виноградова К. Л. The checklist of the marine algae from Spitsbergen // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 50—61.

Виноградова К. Л. Красные водоросли (*Rhodophyta*) Чукотского моря // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 30—39.

Виноградова К. Л. Распространение водорослей — макрофитов в арктических морях России // Новости систематики низших растений. 1999. Т. 33. С. 14—24.

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. Л., 1955. 219 с.

Зинова А. Д. Морские водоросли восточной части советского сектора Арктики // Тр. Ин-та океанологии. 1957. Т. 23. С. 146—167.

Зинова Е. С. Водоросли Мурмана. Часть I. Введение. Зеленые и красные водоросли // Тр. СПб. об-ва естествоисп. 1912. Т. 43. № 3. С. 171—343.

Зинова Е. С. Водоросли Карского моря // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. 1925. Т. 4. № 3. С. 53—116.

Зинова Е. С. Новые для Мурмана водоросли // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. 1927. Т. 56. № 1. С. 17—42.

Зинова Е. С. Водоросли Белого моря. Красные водоросли, или Багрянки, *Rhodophyceae* // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. 1929а. Т. 59. № 3. С. 3—40.

Зинова Е. С. Водоросли Новой Земли // Исслед. морей СССР. 1929б. Вып. 10. С. 41—128.

Зинова Е. С. Водоросли Охотского моря с побережий Большого Шантарского острова // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. 1930. Т. 60. № 3. С. 80—125.

Зинова Е. С. Высшие водоросли Чукотского моря и Берингова пролива // Крайний северо-восток СССР. II. Фауна и флора Чукотского моря. Л., 1952. С. 83—96.

Кукк Х. А. Новые водоросли острова Ытырган (Берингово море) и Колючинской губы (Чукотское море) // Новости систематики низших растений. 1984. Т. 21. С. 23—25.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Шошина Е. В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов у водорослей Баренцева моря // Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2001. 164 с.

Agardh C. A. Species algarum... Vol. 1. Part 2. Lundae, 1822. P. 169—398.

Chihara M. Some marine algae collected at Cape Thompson of the Alaskan Arctic // Bull. Nat. Sci. Mus.. Tokyo. 1967. Vol. 10. N 2. P. 183—200.

Collins F. S., Holden I., Setchell W. A. Phycoteca Boreali-americana. A collection of dried specimens of the algae of North America. Malden, Massachusets, 1895—1919. Fasc. 1—46, A—E. [Fasc. II — 1895; XXXII — 1909].

Gobi C. Die Algenflora des Weissen Meeres und der demselben zunächstliegenden Theile des Nördlichen Eismeeres // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, sér. 7. 1878. T. 26. N 1. P. 1—92.

Harvey W. H. Phycologia britannica. London, 1846—1851 [1846. Vol. 1. Pls. 1—120. 1849. Vol. 2. Pls. 121—240. 1851. Vol. 3. Pls. 241—360].

Hommersand M. H. The morphology and classification of some *Ceramiaceae* and *Rhodomelaceae* // Univ. Calif. Publs Bot. 1963. Vol. 35. N 2. P. 165—366.

Hudson W. Flora anglica... London, 1762. 506 p.

Jaasund E. Aspects of the marine algal vegetation of North Norway // Bot. Gothoburgensia. 1965. IV. P. 1—174.

Kjellman F. R. Om Spetsbergens marina, klorophyllförande Thallophyter. II // Bih. Kgl. Sv. Vetensk-Akad. Handl. 1875. Bd 4. N 6. S. 1—61.

Kjellman F. R. Ueber Algenvegetation des Murmanischen Meeres an der Westküste von Nowaja Semlja und Wajgatsch // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. Ser. III. 1877. P. 1—86.

Kjellman F. R. The algae of the Arctic Sea. Stockholm, 1883. 431 p.

Kornmann P., Sahling P.-H. Meeresalgen von Helgoland. Hamburg, 1977. 289 S.

Kylin H. Die Rhodophyceen der Schwedischen Westküste // Lunds Univ. Årsskrift., N. F. Avd. 2. 1944. Bd 40, N 2. S. 1—104.

Lee R. K. S. A catalogue of the marine algae of the Canadian Arctic // Nat. Mus. Canada Publication. 1980. N 9. P. 1—82.

Levring T. Zur Kenntnis der Algenflora der Norvegischen Westküste // Lunds Univ. Aarskrift. N. F. Avd. 2. 1937. Bd 33, N 8. S. 1—147.

Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae. Vol. 2. Holmiae, 1767. 736 p.

Lund S. Marine algae from Jörgen Brönlunds fjord in eastern North Greenland // Meddel. Grønland. 1951. Vol. 128. N 4. P. 1—26.

Lund S. The marine algae of East Greenland. I. Taxonomical part // Meddel. Grønland. 1959. Vol. 156. N 1. P. 1—247.

Maggs C. A., Hommersand M. H. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. *Rhodophyta*. Part 3A *Ceramiales*. London, 1993. 444 p.

Masuda M. A systematic study of the tribe *Rhodomeleae* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*) // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. V. 1982. Vol. 12. N 4. P. 209—400.

Masuda M., Shimizu T. Taxonomic notes on *Rhodomela lycopodioides* (L.) C. Ag. f. *tenuissima* (Rupr.) Kjellm. (*Rhodophyta*) // Jap. J. Phycol. 1980. Vol. 28. N 4. P. 241—248.

Rosenvinge L. K. Grønlands Havalger // Meddel. Grønland. 1893. H. 3, Afd. 3. S. 763—981.

Rosenvinge L. K. The marine algae of Denmark. Contributions to their natural history. Part III. *Rhodophyceae* III (*Ceramiales*) // Kgl. Danske Vid. Selsk. Scrift. 7. Raekke Nat. Mat. 1923—1924. Afd. 7, N 3. P. 285—487.

Ruprecht F. J. Algae ochotenses. St. Petersburg, 1850. 243 p.

Silva P. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method // Univ. Calif. Publs, Botany. 1952. Vol. 23, N 4. P. 241—324.

South G. R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. St. Andrew and London, 1986. 76 p.

Taylor W. R. Marine algae of the northeastern coast of North America. Ann Arbor. 1957. 509 p.

Waern M. Rocky-shore algae in the Öregrund archipelago // Acta Phytogeogr. Suecica. 1952. Bd 30. S. 1—298.

Wilce R. T. The marine algae of the Labrador peninsula and Northwest Newfoundland (ecology and distribution) // Bull. Nat. Mus. Canada. 1959. N 158. P. 1—103.

Woodward T. J. The history and description of a new species of *Fucus* // Trans. Linn. Soc. London. 1791. Vol. 1. P. 131—134.

SUMMARY

Taxonomic revision revealed that the genus *Rhodomela* is represented in the Eurasian seas of the Arctic Ocean by 3 species — *R. confervoides*, *R. sibirica* and *R. tenuissima*. *R. lycopodioides* is considered conspecific with *R. confervoides*. The presence in the flora of *R. virgata* is not confirmed. The distribution of *R. tenuissima* in the Artic Ocean is limited by Chukchi and East-Siberian seas. Taxonomy, relationships, distribution of species are discussed. Descriptions of species based on material studied are given.

УДК 582.26 (268.42) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 7

© Р. М. Гогорев

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР РОДА *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) БЕЛОГО МОРЯ. 3. ПОДРОД *HYALOCHAETE*, СЕКЦИИ *DICLADIA*, *CYLINDRICA* И *COMPRESSA*

R. M. GOGOREV. THE TAXONOMIC REVIEW OF THE GENUS *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) OF THE WHITE SEA. 3. SUBGENUS *HYALOCHAETE*, SECTIONS *DICLADIA*, *CYLINDRICA* AND *COMPRESSA*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.11.2004

На основе изучения материала из Белого моря приведены уточненные и расширенные диагнозы 3 видов *Chaetoceros*. Обсуждаются вопросы их морфологии и таксономии. Описана новая форма *C. decipiens*. Приводятся данные по численности, пространственному и сезонному распространению видов *Chaetoceros* в Белом море, температурные и соленостные диапазоны, при которых эти виды обнаружены, карты распространения видов в Мировом океане.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Chaetoceros*, подрод *Hyalochaete*, секции *Dicladia*, *Cylindrica*, *Compressa*, *Chaetoceros decipiens* f. *macroporica* f. nov., таксономия, морфология, распространение, Белое море.

Настоящая статья является 3-й в серии работ, посвященных изучению рода *Chaetoceros* Белого моря. В ней представлены результаты изучения морфологии, таксономии, экологии и распространения 3 видов, относящихся к секциям *Dicladia*, *Cylindrica* и *Compressa* подрода *Hyalochaete*. Проведено сравнение собственных и литературных данных по морфологии этих видов, приведены уточненные и расширенные диагнозы секций и изученных видов. При описании морфологии и экологии видов использованы преимущественно собственные данные, при указании распространения видов в Белом море широко привлечены литературные данные (ссылки даны на основные публикации).

Диагнозы видов *Chaetoceros* составлены по стандартной схеме диагнозов таксонов диатомовых водорослей (Anonymous, 1975; Предложения..., 1977). Использована терминология, предложенная в работах «Предложения...» (1977), Р. Росс и др. (1983), «Диатомовые...» (1988), а также ряд терминов, предложенных для рода *Chaetoceros* J. Rines, P. Hargraves (1988) и D. Hernández-Becerril (1996) и уточненных в предыдущей публикации (Гогорев, 2003). Для каждого вида приводятся первоисточник описания и библиография работ, содержащих иллюстрации и наиболее полные описания (работы с иллюстрациями, полученными с помощью ЭМ, отмечены *), изображение, основные синонимы, географическая характеристика, оригинальные данные по встречаемости и обилию, пространственному и сезонному распространению в Белом море, по температурным и соленостным диапазонам, при которых эти виды обнаружены, сведения о местонахождениях в Мировом океане.

Результаты и обсуждение

Подрод *HYALOCHAETE* Gran, 1897

Виды нежные и хрупкие, окремненные несильно. Клетки равностворчатые. Хлоропласты расположены только в теле клетки, их число и форма изменчивы и служат одним из признаков для выделения секций внутри подрода. На лицевой части створки имеются аннулюс и радиальная структура из слабо или хорошо заметных ребер, между которыми проходят ряды пор. Центральный вырост присутствует по меньшей мере на конечных створках, обычно невидимый в СМ (короче и менее выступающий, чем у видов подрода *Chaetoceros*). Он является центральным или эксцентричным, его отверстие на внутренней поверхности бывает округлым, щелевидным или уплощенным, с истинно двугубой структурой. Одна пара щетинок на створку; щетинки тонкие и нежные, округлые в сечении, редко многоугольные (4—6), с короткими шипиками, расположенными по спирали, и с прямыми или спирально закрученными рядами пор. Для большинства видов известны покоящиеся споры. Преимущественно неритические виды, обычно распространенные в прибрежных водах.

Секция *Dicladia* Gran, 1905

В клетках от 4 до 10 (12) крупных или мелких пластинчатых хлоропластов. Конечные щетинки отличаются от промежуточных по структуре и направлению.

Тип: *Chaetoceros decipiens* Cleve.

Chaetoceros decipiens Cleve

Цепочки обычно короткие (2—16 клеток), прямые, клетки 9—86 мкм шир., 5—55 мкм выс. С пояска клетки прямоугольные, с несколько приподнятыми углами, которыми соединяются смежные створки. Хлоропласты многочисленные, мелкие, пластинчатые, располагаются в центре клетки. Окна крупные, высокие, 4—13 мкм выс. Поясок от узкого до широкого или отсутствует.

Створки от узкоэллиптических до эллиптических, плоские, слегка выгнутые или вогнутые, с небольшим возвышением в середине. Загиб створки высокий, до 1/3 высоты клетки и более. Граница между пояском и загибом створки довольно четкая, прямая или слегка изогнутая, с небольшой бороздкой по краю (табл. I, *3*;

II, *2*, *4*). В центре створки аннулюс, от которого отходит радиальная структура из слабо заметных ребер, между которыми разбросаны многочисленные мелкие поры. Центральный двугубый вырост небольшой, 0.4 мкм шир. и 0.3 мкм выс., расположен в центре аннулюса, с внутренней поверхности окружен двумя валиками. По краю створки гиалиновый гребень, иногда соприкасающийся в углах створки с гребнем смежной створки, в результате этого образуется вуаль, частично закрывающая окно, особенно по углам створки. На углах конечных створок иногда наблюдаются образования в виде крыльев, частично прикрывающие щетинки, особенно их пристворочные части. Загиб створки плотно перфорирован мелкими порами, 4—8 в 1 мкм (табл. II, *4*), расположенными в вертикальных рядах, которые продолжаются на пояске. На загибе промежуточных створок иногда имеются волосовидные, видимо кремнеземные образования.

Щетинки короткие или длинные, 20—230 мкм дл., толстые и грубые, 1.2—2.7 мкм в диам., начинаются от края створки, округлые в базальной части, далее становятся 6-угольными, редко 8-угольными. Пристворочные части щетинок небольшие, не более диаметра щетинки. Кончик щетинки обычно усеченный, 0.8—1.9 мкм в диам. Смежные промежуточные щетинки срастаются у самых углов и остаются соединенными на длину 2—5 своих диаметров. По краям щетинки располагаются небольшие треугольные шипики, 1.2 × 0.3 мкм, расстояние между ними 2.4—5.1 мкм в средней части и 1.2—3.2 мкм у кончика. Конечные щетинки слегка более толстые и обычно более короткие, чем промежуточные. По их краям шипики располагаются более густо, расстояние между ними 1.1—3.6 мкм, они имеют более удлиненное основание, соединенное с соседним шипиком, что создает впечатление, что по краям граней идут утолщенные гребни с шипиками более мелкими, чем на промежуточных щетинках. На гранях всех щетинок по 1 ряду пор. Промежуточные щетинки отходят от углов створки перпендикулярно оси цепочки или под углом 50—85° к ней, затем расходятся в первальварном направлении под углом 10—15° к апикальной оси. Конечные щетинки отходят под большим углом к оси цепочки, затем плавно изгибаются и идут параллельно оси цепочки или под углом 15—30° к ней. Все щетинки расположены в апикальной плоскости или под небольшим углом к ней.

Покоящиеся споры отсутствуют.

Chaetoceros decipiens f. *decipiens* (табл. I)

Cleve, 1873 : 11, fig. 5; Gran, 1897 : 13, pl. 1, figs 2, 3, pl. 3, fig. 34; 1904 : 535, pl. 17, figs 1—6; 1905 : 74, fig. 88; Peragallo, Peragallo, 1897—1908 : 485, pl. 131, figs 4—8; Ostenfeld, 1903a : 572; 1910 : 274, fig. 9; Meunier, 1910 : 219, pl. 25, figs. 12—16, pl. 27, fig. 45, pl. 28, fig. 1; 1913 :18, pl. 2, figs 1—9; Gran, Yendo, 1914 : 8, fig. 3; Hustedt, 1920—1921, pl. 321, fig. 20, pl. 343, figs 17, 18; 1930 : 675, fig. 383; Lebour, 1930 : 126, fig. 91; Gran, Angst, 1931 : 470, fig. 52; Cupp, 1943 : 115, fig. 70; Усачев, 1946 : 381; Cleve-Euler 1951 : 98, fig. 188; Hendey et al., 1954 : 29, pl. 1, fig. 4; Okuno, 1956* : 191, pl. 7; Brunel, 1962 : 99, pl. 21, figs 1—4, pl. 22, figs 1—5: Hendey, 1964 : 123, pl. 12, fig. 2; Drebes, 1974 : 69, fig 52; Evensen, Hasle, 1975* : 161, figs 55—66; Pankow, 1976 : 94, pl. 10, fig. 4; Rines, Hargraves, 1988 : 75, figs 148. 149, 152; Коновалова и др., 1989* : 39, рис. 12, табл. 18, *1*—*5*; Hasle, Syvertsen, 1996 : 204, pl. 42; Hernández-Becerril, 1996* : 27, pls 20, 21, figs 1, 3—6; von Quillfeldt, 1996 : 15, fig. 275; Hernández-Becerril, Granados, 1998* : 511, figs 26—28; Jensen, Moestrup, 1998 : 37, figs 122—131; Pickett-Heaps, 1998a : 990, figs 1—5; 1998b : 995, figs 1—19; Гогорев, Макарова, 1999*, табл. 1, рис. 1—7. — *C. grunowii* Schütt, 1895 : 43, pl. 4, fig. 14. — *C. decipiens* var. *concreta* Grunow in Cleve et Grunow, 1880 : 120. — *C. decipiens* f. *singularis* Gran, 1904 : 536, pl. 17, fig. 7.

Окна щелевидные, узко- или широколанцетовидные, округло 6-угольные. Поры на промежуточных щетинках крупные, 0.1—0.4 мкм в диам., круглые или овальные. Поры на щетинках идут почти от самой пристворочной части, где они удлиненно-овальной формы и расположены густо одна за другой; в средней части щетинок поры округлые, уменьшаются в диаметре и расположены реже, 1.5—4.5 в 1 мм. На конечных щетинках поры более мелкие, 0.9—1.6 пор в 1 мкм.

Экология. Встречалась в апреле—сентябре (в апреле—мае единично, в июне 100—3500 кл/л, в июле 0.5—30.0 тыс. кл/л, в августе—сентябре 100—700 кл/л) при температуре 1.5—19.0 °С и солености 20.5—33.3 (36.0) ‰, при низкой численности фитопланктона самый массовый вид. По литературным данным, отмечена вплоть до декабря преимущественно глубже 10 м в диапазоне температур −1.5—+22, обычно 11—16 °С, и солености 10—30, обычно 16—30 ‰; наиболее обильна в июле—августе; в Горле, Бассейне, Кандалакшском заливе доминирует или является массовой формой в июне—октябре.

Общее распространение (рис. 1). Космополит. Северный Ледовитый океан : Арктический бассейн, моря Норвежское, Гренландское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское, Бофорта, воды Канадской Арктики, заливы Баффинов, Гудзонов, Фробишер, проливы Гудзонов, Девисов; Атлантический океан: северная и центральная части, моря Лабрадор, Ирландское, Северное, Балтийское, Средиземное, Адриатическое, Карибское, Уэдделла, у восточного побережья США и Ю. Америки (залив Рио-де-Жанейро?), заливы Мэн,

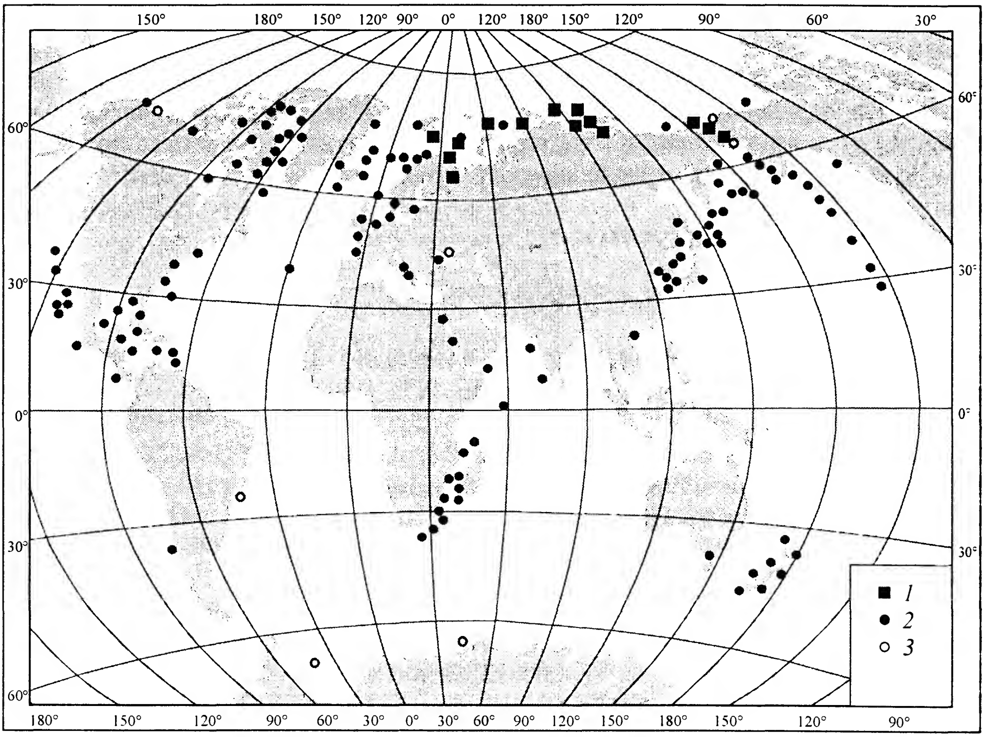


Рис. 1. Распространение *Chaetoceros decipiens* в Мировом океане.

1 — оригинальные данные; *2* — достоверные литературные данные; *3* — недостоверные литературные данные.

Наррагансетт, Чесапикский, Мексиканский, Гондурасский и Бискайский, проливы Датский, Ла-Манш, Скагеррак, Флоридский; Тихий океан: северная, западная и центральная части, моря Берингово, Охотское, Японское, Желтое, Восточно-Китайское, Южно-Китайское, у западного побережья Сев. и Ю. Америки, у южного побережья Австралии, вокруг Н. Зеландии, заливы Калифорнийский, Никоя, Корейский пролив; Индийский океан: северо-западная часть, Красное, Аравийское моря, у южного побережья Африки, Аденский залив, Мозамбикский пролив. Приводится для Черного и Азовского морей.

Распространение в Белом море. Встречается часто; наблюдалась по всему морю: Воронка (открытая часть, Лумбовский залив), Горло, Бассейн (открытая часть, Терский берег, мыс Валдай), Кандалакшский (губы Чупа, Нищевская, Княжая, Ковда, Б. Пирью, М. Пирью, пролив Вел. Салма), Онежский (острова Соловецкие, Парусницы, Анзерский, Кондостров, Парусный, М. Заяцкий, мыс Печак, губы Сумская, Троицкая, Кирилловская) и Двинский заливы. Приведена ранее: Киселев, 1925, 1939, 1957; Гостиловская, 1948; Федоров, 1969; Кокин и др., 1970; Кольцова, 1971; Хлебович, 1974; Житина, 1981;Семина, Сергеева, 1983; Житина, Михайловский, 1990; Лихачева, 1991; Сарухан-Бек и др., 1991; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995; Гогорев, Макарова, 1999.

Chaetoceros decipiens f. *macroporica* Gogorev f. nov. (табл. II)

Evensen, Hasle, 1975*, figs 67—69; Navarro, 1982 : 309, fig. 22; Hernández-Becerril, 1996*, pl. 21, figs 2, 7.

Aperturae late ellipticae vel orbiculato-rectangulares. Pori magni in setis, 0.4—0.7 μm in diametro, 1—2 pororum in 1 μm in setis intercalaribus (intermediis), 1.5—4.0 pororum in 1 μm in setis terminalibus.

Окна широкоэллиптические или округло-прямоугольные. На промежуточных щетинках поры крупные, 0.4—0.7 мкм в диам., круглые или округло прямоугольные, 1—2 в 1 мкм. На конечных щетинках поры меньшие по диаметру и расположены реже, чем на промежуточных щетинках, 1.5—4.0 в 1 мкм.

Экология. Встречалась в августе—сентябре при солености 20.3—26.5 (33.0) ‰.

В диагнозе секции *Dicladia* Hernández-Becerril (1996) указывает, что между конечными и промежуточными щетинками различий нет. Наши исследования показали, что 2 типа щетинок четко отличаются друг от друга как по диаметру и направлению, так и по структуре (Гогорев, Макарова, 1999, табл. I, *4*, *5*).

Новая форма выделена по признаку размера пор на щетинках, который можно обнаружить только с помощью электронной микроскопии. Поры у типовой формы в 2 и более раз меньше, чем у f. *macroporica*, при этом размерные диапазоны практически не перекрываются у изученных экземпляров не только из Белого, но из других арктических морей России. Различие между формами наблюдается также в форме окон, которые у f. *macroporica*, как правило, близки к округлой форме (широкоэллиптической или округло прямоугольной) и сравнимы по размеру с высотой клетки. Данный признак светомикроскопический, однако не может быть использован для разделения форм вследствие значительной изменчивости формы окна, зависящей от стадии жизненного цикла, размеров клетки и цепочки, а также от экологических условий. Новая форма имеет сходные с типовой экологию и распространение и широко представлена в арктических районах с пониженными соленостью и температурой воды. Первоначальное предположение, что на малый размер пор могут влиять низкие соленость и температура воды, поскольку при этом снижается плотность воды и соответственно удельная плотность организмов, не подтвердилось, так как, по литературным данным, экземпляры со сходной морфологией отмечены в тропических морях.

Морфология *C. decipiens* хорошо изучена и достаточно полно приводится в многочисленных работах, в том числе имеется достаточно ЭМ данных. На беломорском материале изучены некоторые морфологические особенности, в том числе наблюдали цепочки с очень широкими клетками, до 86 мкм шир. (по данным E. Cupp (1943) и G. Hasle, E. Syvertsen (1996), максимальная ширина 84 мкм), и процесс образования щетинок.

В период быстрого роста цепочки, когда большинство клеток в ней делятся, рост щетинок не «поспевает» за ростом панцирей. По данным J. Pickett-Heaps, A. Klein (1998), скорость роста щетинок *C. decipiens* не превышает 0.7 мкм/мин, т. е. щетинка нормальной длины в 100—120 мкм формируется не менее чем за 3 ч. Поэтому часто в цепочке существует два типа щетинок — короткие (молодые, вновь сформированные) и длинные (старые, уже оформленные). Их тонкая структура несколько различается. На иллюстрациях (табл. I, *6*, *7*) можно наблюдать некоторые этапы формирования щетинки (возможно, механизм одинаков для большинства видов подрода *Hyalochaete*). На начальном этапе роста щетинки образуются длинные продольные, видимо бесструктурные, тяжи, которые по мере их удлинения слегка закручиваются по спирали, спаиваются между собой короткими перемычками и образуют полость щетинки. При этом одновременно с ростом тяжей на них образуются шипики, а форма пор постепенно меняется от длинощелевидной до овальной и далее округлой. Этот процесс можно наблюдать на одной щетинке (Гогорев, Макарова, 1999, табл. I, *6*).

Cupp (1943) и Rines, Hargraves (1988) в описании вида отмечают отсутствие основания (пристворочной части) у щетинки. Полученные ЭМ данные показывают, что пристворочная часть имеется, однако в СМ она не всегда заметна, так как может быть прикрыта углами створки либо другими образованиями.

В пристворочной части щетинок, особенно на конечных створках, иногда наблюдаются зубчиковидные образования, являющиеся, видимо, остатками соединения конечных створок молодых цепочек в материнской створке (подобные структуры отмечают также D. Evensen, G. Hasle, 1975). В ходе деления цепочки (на 2 дочерние) конечные створки и соответственно щетинки непрочно соединены внутри материнской цепочки.

Наличие так называемых «крыльев» (филаментов) в районе пояска, особенно на конечных клетках (Cushing, 1953; Okuno, 1956; Bursa, 1963; Rines, Hargraves, 1988), не имеет, по нашему мнению, большого значения в морфологии *C. decipiens*. Rines, Hargraves (1988) отмечают, что такая морфологическая особенность свойственна другим видами (например, *C. lorenzianus*) и является скорее «физиологической» особенностью створки. В свою очередь полагаем, что эти крылья могут представлять собой остатки пояска материнской клетки после ее деления либо появляться в стадии роста щетинок дочерних клеток еще до полного их разделения, когда специализированный вставочный ободок материнской клетки с вырезами для прорастания щетинок дочерних клеток прикреплен к одной из дочерних клеток.

Один из наиболее характерных таксономических признаков *C. decipiens* — слияние промежуточных щетинок на значительном расстоянии после точки пересечения — по оригинальным наблюдениям, не является уникальным для этого вида. Данная особенность отмечена нами для *C. mitra* из Чукотского моря. При наблюдениях в СМ ошибочно идентифицировали его как *C. decipiens*, однако изучение тонкой структуры щетинок в СЭМ показало, что и для *C. mitra* может иметь место слияние щетинок подобно *C. decipiens.*

Следует отметить прочность соединения клеток *C. decipiens* в цепочках, осуществляемую с помощью слияния щетинок на длинном расстоянии и соединения клеток углами створок. Область пояска сильно окремнена, поэтому цепочки обычно не распадаются, что облегчает исследование и идентификацию этого вида.

До сих пор не изучено, как при отсутствии покоящихся спор и ауксоспор клетки достигают огромных размеров (верхняя граница ширины клеток является максимальной в роде *Chaetoceros*), а также как осуществляется восстановление размеров клеток после многократных делений. Возможно, одноклеточная форма *C. decipiens* f. *singularis*, подробно описанная Hernández-Becerril (1996), является покоящейся клеткой этого вида или инициальной после ауксоспорообразования. Однако данное предположение требует дальнейших исследований.

Вегетативные цепочки *C. decipiens*, *C. lorenzianus* и *C. mitra*, как отмечают многие авторы, весьма сходны, что приводит к ошибкам в их идентификации. Относительно идентичности структуры щетинок у *C. decipiens* и *C. lorenzianus* (Evensen, Hasle, 1975; Rines, Hargraves, 1988; Hernández-Becerril, 1996) можно отметить, что у *C. lorenzianus* отверстия пор на щетинках всегда очень крупные и хорошо заметны в СМ, в то время как у *C. decipiens* крупные перфорации на щетинках наблюдаются только в период роста молодых щетинок, а затем отверстия сильно уменьшаются в диаметре и на промежуточных щетинках становятся невидимыми в СМ. Однако следует учитывать морфологическую изменчивость *C. decipiens* в различных географических зонах. Различия в географическом распространении также подтверждают статус 3 видов как отдельных таксонов. Проблема разграничения этих видов, широко обсуждаемая во многих работах (Okuno, 1956; Evensen, Hasle, 1975; Hernández-Becerril, 1996), в данной работе не обсуждается, так как *C. lorenzianus* встречается в субарктических районах единично и, по-видимому, случайно и в нашем материале не найден.

Для *C. decipiens* и *C. mitra* A. Meunier (1910) указал 3 морфологических различия: 1) способ перекрещивания (слияния) щетинок, 2) расхождение промежуточных щетинок, 3) форма клетки со створки. Hasle, Syvertsen (1996) отмечают, что *C. mitra* отличается от *C. decipiens* и *C. lorenzianus* направлением конечных щетинок. Однако, как указано выше, первый и наиболее отличительный признак применим не всегда. Другие признаки менее значимы и перекрываются. Поэтому при отсутствии покоящихся спор для точной идентификации и разграничения *C. decipiens* и *C. mitra* необходимо детальное изучение в СЭМ морфологических особенностей щетинок.

Chaetoceros mitra (Bailey) Cleve

Cleve, 1896a : 8, pl. 2, figs 1, 2; Gran, 1905 : 75, fig. 89; Meunier, 1910 : 223, pl. 25, figs 1—7; Ikari, 1928 ; 258, fig. 12; Hustedt, 1920, pl. 321, fig. 15; 1930 : 677, fig. 384; Lebour, 1930 : 128, fig. 92; Усачев, 1946 : 383; Cleve-Euler, 1951 : 97, fig. 186; Crosby, Wood, 1958 : 517, pl. 38, fig. 53; Brunel, 1962 : 102, pls 16, 17; Hendey, 1964 : 124, pl. 16, fig. 2; Pankov, 1976 : 95, figs 138, 139; Ricard, 1987, figs 500, 501 (?); Коновалова и др., 1989 : 44, рис. 14, *4*; Hasle, Syvertsen, 1990* : 288, figs 5—9, 11; 1996 : 204, pl. 42; Макарова, Гогорев, 2000* : 82, рис. 1—8. — *Dicladia mitra* Bailey, 1856 : 4, pl. 1, fig. 6. — *D. groenlandica* Cleve, 1873 : 12, pl. 2, fig. 10.

Экология. По литературным данным, отмечен при температуре –0.5— +7.5 °С и солености 29.4—32.6 ‰ в июне—августе.

Распространение в Белом море. Редкий вид, по литературным данным, встречается в Воронке, Бассейне и Кандалакшском заливе. Ссылки на местонахождение: Киселев, 1939; Забелина, 1969; Семина, Сергеева, 1983; Макаревич и др., 1991.

Общее распространение. Аркто-бореальный вид, обычный в северных холодноводных районах; Северный Ледовитый океан: Арктический бассейн, моря Норвежское, Гренландское, Баренцево, Карское, Лаптевых, Чукотское, воды Канадской Арктики, Баффинов залив, Девисов пролив; Атлантический океан: северная часть, Северное море, проливы Ла-Манш, Скагеррак; Тихий океан: северная часть, Берингово, Японское моря, Амурский лиман.

В собственном материале в Белом море этот вид не встречен. Поскольку в Белом море отсутствует *C. lorenzianus*, как отмечено выше, данный вид можно спутать только с *C. decipiens*. Э. К. Забелина (1969) отмечает нахождение единичных спор *C. mitra* в осадочной колонке (слой 78—80 см), взятой в районе устья Варзуги. Вероятно, в послеледниковый период *C. mitra* проникал в Белое море из Арктики и встречался там в качестве весьма редкого вида. П. Р. Макаревич с соавт. (1991) приводят его в списке видов, зарегистрированных в Воронке на границе с Баренцевым морем, однако их указание сомнительно. К сожалению, авторы, указывающие на местонахождение *C. mitra* в Белом море (Киселев, 1939; Семина, Сергеева, 1983), не отмечали наличия спор. Поэтому современные находки этого вида в Белом море считаем сомнительными.

Секция *Cylindrica* Ostenfeld, 1903a, emend. Gogorev

В клетках многочисленные мелкие хлоропласты. Окна узкие. Створки округлые. Конечные щетинки отличаются от других по направлению. Покоящиеся споры почти в середине клеток; первичная створка сильно выпуклая и гладкая, вторичная — почти плоская.

Тип: *Chaetoceros teres* Cleve.

Chaetoceros teres Cleve (табл. III, *1—5*)

Cleve, 1896b : 30, fig. 7; 1897a : 22, pl. 2, fig. 10; Gran, 1897 : 14, figs 35, 36; 1905 : 76, fig. 91; Ostenfeld, 1903a : 572; Peragallo, Peragallo, 1897—1908 : 486, pl. 134, fig. 1; Okamura, 1907 : 94, pl. 4, figs 53, 54; Meunier, 1910 : 226, pl. 25, figs 8—11; 1913 : 21, pl. 2, figs 19—24; Hustedt, 1921, pl. 342, fig. 4; 1930 : 681, fig. 386; Ikari, 1921 : 223, pl. 5, figs 1—7; 1928 : 260; Lebour, 1930 : 130, fig. 94; Gran, Angst, 1931 : 472, fig. 54; Cupp, 1943 : 118, fig. 72; Cleve-Euler, 1951 : 99, fig. 189; Прошкина-Лавренко, 1955 : 139, рис. 56; Brunel, 1962 : 108, pls 23, 24; Hendey, 1964 : 124, pl. 10, fig. 3; Drebes, 1974 : 70, figs 53, 54; Pankow, 1976 : 95, figs 140, 141; Hargraves, 1979 : 101, figs 1—6; Ricard, 1987, figs 503—505 (non fig. 502); Rines, Hargraves, 1988 : 102, fig. 203; Hasle, Syvertsen, 1996 : 206, pl. 42; Hernández-Becerril, Granados, 1998* : 511, figs 29—34; Jensen, Moestrup, 1998 : 58, figs 218, 219; Макарова, Гогорев, 2000* : 82, табл. 4, 5.

Клетки 15—62 мкм шир., 21—71 мкм выс., 20—31 мкм шир., по трансапикальной оси соединяются в прямые короткие цепочки (2—8 клеток), цилиндрические, с пояска прямоугольные. Окна узкие, щелевидные, иногда незаметные. Поясок очень широкий, со структурой вертикальных ребер, 6—7 в 1 мкм.

Створки от широкоэллиптических до круглых, плоские. Загиб створки низкий. Граница между загибом и пояском незаметная. С внутренней поверхности створки очень нежная радиальная структура ребер и редкие поры между ними. На конечных створках крупный аннулюс, хорошо видимый с внутренней стороны створки. Отверстие центрального выроста очень длинное, щелевидное, до 5 мкм дл.

Щетинки прямые, толстые, 1.4—2.2 мкм в диам. в базальной части, 1.3—2.1 мкм в средней части и 0.9 мкм ближе к кончику, округлые в сечении, очень длинные, 120—390 мкм дл., отходят от слегка приподнятых углов створки, срастаются у основания. На щетинках редкие мелкие шипики, широкие в проксимальной части, более крупные к кончику щетинки, расположенные по спирали, расстояние между ними 5.6—8.7 мкм в дистальной части и 5.7—5.9 мкм вблизи кончика, и мелкие малозаметные поры, 10 в 10 мкм, расположенные по спирали, 6—10 рядов пор в 10 мкм. Промежуточные щетинки направлены почти перпендикулярно к оси цепочки, далее изгибаются к концам цепочки. Конечные щетинки под углом 20—50° к оси цепочки. Со створки одна пара щетинок отходит под углом 20—40° к апикальной плоскости, другая пара сразу после точки соединения изгибается в сторону трансапикальной оси и почти перпендикулярна другой паре щетинок или апикальной оси (угол 80—85°), иногда щетинки становятся параллельными друг другу.

Споры образуются в середине очень вытянутой клетки, 17.5—33.5 мкм в диам., 16.5—26.5 мкм выс., с сильно выпуклой, до округлой гладкой первичной створкой. Вторичная створка менее выпуклая или почти плоская, с мелкими тонкими шипами на поверхности, по краю створки кольцо перфораций, 9—10 в 10 мкм, и кольцо очень длинных (8.0—26.5 мкм), тонких кремнеземных волосовидных шипов, 12—17 в 10 мкм.

Экология. Встречался в небольшом количестве или единично, в июне—августе (до 100 кл/л в июне, 200—500 кл/л в июле, единично в августе), при температуре 6—16 °С и солености 25—33 ‰. По литературным данным, встречается в слое 0—10 м в диапазоне температур 1—22 °С и солености 22—30 ‰; в Бассейне доминирует в июле—августе, в Мезенском заливе массовый вид в устье реки.

Распространение в Белом море. Встречается редко; наблюдался по всему морю: Воронка (Лумбовский залив), Горло, Бассейн, Кандалакшский (губы Чупа, Нищевская, Княжая, Б. Пирью) и Двинский заливы, северная часть Онежского залива (острова Парусный, М. Заяцкий, Анзерский, мыс Печак). Приведен ранее: Киселев, 1925, 1957; Кокин и др., 1970; Кольцова, 1971; Хлебович, 1974; Семина, Сергеева, 1983; Лихачева, 1991; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995.

Общее распространение (рис. 2). Аркто-бореальный вид; Северный Ледовитый океан: Арктический бассейн, моря Норвежское, Гренландское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское, Бофорта, воды Канадской Арктики, заливы Баффинов, Гудзонов, Фробишер, проливы Гудзонов, Девисов; Атлантический океан: моря Лабрадор, Ирландское, Северное, Балтийское, Средиземное, Черное, у восточного побережья США, заливы Мэн, Наррагансетт, проливы Датский, Ла-Манш, Скагеррак; Тихий океан: северная и западная части, моря Берингово, Охотское, Японское, Желтое, Восточно-Китайское, Южно-Китайское (?), у западного побережья Сев. Америки, вокруг Н. Зеландии (?), Калифорнийский залив (?), Корейский пролив; Индийский океан: у юж. побережья Африки (?), Мозамбикский пролив (?).

В литературе (Hustedt, 1930; Прошкина-Лавренко, 1955) загиб створки характеризуется как высокий, однако, по нашим данным, его высота занимает менее 1/3 высоты клетки, обычно 1/5 и меньше.

Отличается от *C. lauderi* покоящимися спорами и распространением. Его указания в прибрежных водах Ю. Америки, южной Африки и Н. Зеландии (рис. 2), вероятнее всего, следует относить именно к *C. lauderi*.

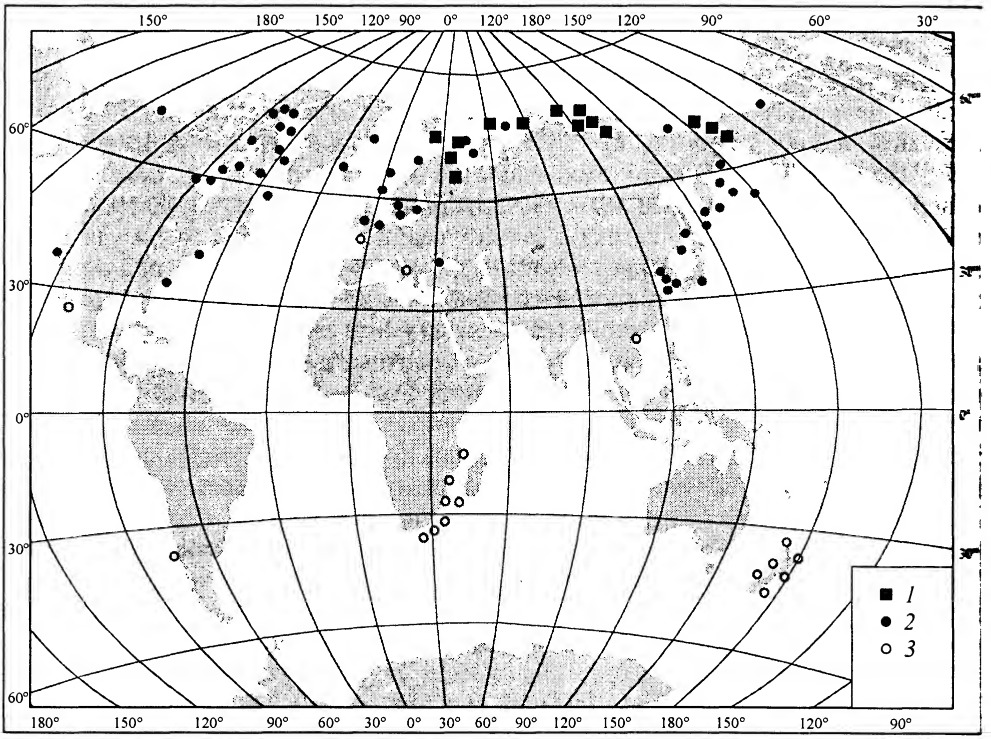


Рис. 2. Распространение *Chaetoceros teres* в Мировом океане.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Секция *Compressa* Ostenfeld, 1903a, emend. Gogorev

Цепочки длинные, довольно нежные, прямые, скрученные вокруг оси цепочки (поворот на 180° через 17—23 клеток). В клетке многочисленные (2—40) мелкие пластинчатые хлоропласты. Окна обычно широкие. Промежуточные щетинки двух типов: обычные — тонкие, прямые; специализированные — более толстые, сильно окремненные, волнообразные, направленные к одному концу цепочки. Единственный вид.

Chaetoceros compressus Lauder (табл. III, *6*, *7*, IV, V)

Lauder, 1864 : 78, pl. 8, fig. 6a, b; Cleve, 1894 : 12, pl. 2, fig. 3; Peragallo, Peragallo. 1897—1908 : 488, pl. 134, fig. 8; Ostenfeld, 1903b : 16, fig. 12; Okamura, 1907 : 94. figs 8—11; Gran, Yendo, 1914 : 10, fig. 4; Hustedt, 1930 : 684, figs 388, 389; Lebour. 1930 : 132, fig. 96; Gran, Angst, 1931 : 472, fig. 55; Cupp, 1943 : 119, fig. 74; Усачев. 1946 : 381; Cleve-Euler, 1951 : 99, fig. 191; Прошкина-Лавренко, 1955 : 138, рис. 55: Макарова, 1962 : 51, табл. 3, рис. 13—21; Brunel, 1962 : 110, pl. 25; Hendey, 1964 : 125, pl. 16, fig. 5; Drebes, 1974 : 72, fig. 56; Pankow, 1976 : 95, pl. 10, fig. 3; Navarro. 1982 : 309, fig. 15; Rines, Hargraves, 1988 : 64, figs 131—134, 218; Коновалова и др.. 1989* : 37, рис. 10, табл. 17, *6*, *7*; Hasle, Syvertsen, 1996 : 206, pl. 42; Hernández-Becerril, 1996* : 32, pls 25, 26; von Quillfeldt, 1996, figs 270—272; Hernández-Becerril, Granados, 1998* : 511, fig. 36; Гогорев, Макарова, 1999*, табл. 2, рис. 3. — *C. contortus* Schütt, 1895 : 44, fig. 16; Gran, 1897 : 14, pl. 2, fig. 32; 1905 : 78, fig. 93; Meunier, 1910 : 227, pl. 25, figs 17—27, pl. 26, fig. 1; 1913 : 23, pl. 3, figs 1—11; Hustedt, 1920, pl. 341, figs 1, 9; Jensen, Moestrup, 1998 : 33, figs 95—103. — *C. compressus* auct. non. Lauder : Бондарчук и др., 1985, табл. 8, рис. 42—44.

Цепочки длинные (2—26 клеток), довольно нежные, прямые и обычно скрученные вокруг оси цепочки. Клетки 4—30 мкм шир., 8—60 (106) мкм выс., ширина по трансапикальной оси 6.5—11.5 мкм. Панцири слабоокремненные, с пояска прямоугольные, с несколько приподнятыми углами. Окна по форме изменчивы, обычно крупные, 2.5—9.0 мкм выс., округло 4—6-угольные, гантелевидные или щелевидные. Поясок широкий, более 1/3 высоты клетки.

Створки от эллиптических до широкоэллиптических, редко округлые. Поверхность створки слегка выпуклая. Загиб створки умеренно низкий, перфорирован нерегулярно расположенными мельчайшими порами. Граница между загибом створки и пояском прямая, неясная. В центре лицевой части створки аннулюс, от которого идет довольно четкая радиальная структура ребер. Центральный вырост небольшой, щелевидный, до 0.9 мкм дл., с наружной поверхности не имеет выпячивания (по Hernández-Becerril, 1996, в виде низкой сплющенной трубки), с внутренней поверхности в виде щели, расположен на аннулюсе слегка эксцентрично. По краю створки гиалиновый гребень и нередко длинные шипики.

Щетинки 3 типов. Обычные промежуточные щетинки прямые, довольно тонкие и нежные, 0.5—1.0 мкм в диам., начинаются сильно отступя от края створки, округлые в сечении, с мелкими и редкими, расположенными по спирали, прижатыми к поверхности щетинки шипиками, расстояние между ними 2.7—7.4 мкм, и мелкими порами, расположенными по спирали, 9 пор в 1 мкм. Кончик щетинки обычно заостренный. Специализированные промежуточные щетинки всегда в парах, более короткие, до 46 мкм дл., и толстые, 1.1—2.6 мкм в диам. (0.4—1.2 мкм у кончика), с очень толстой кремнеземной стенкой, спирально волнообразные, с более крупными и грубыми длинными или короткими острыми шипиками, расположенными по спирали и почти перпендикулярными поверхности щетинки или под углом приблизительно 45° к ней, расстояние между ними 4.1—7.9 мкм; со случайно разбросанными по поверхности порами. Причем створки, несущие эти специализированные щетинки, также более грубые и сильно окремненные. Конечные щетинки несколько больше в диаметре и грубее, чем обычные промежуточные. Пристворочные части щетинок отчетливые, небольшие, 3—9 мкм шир., базальная часть довольно длинная. Точка пересечения и срастания щетинок внутри от края цепочки. После пересечения щетинки широко расходятся и направлены строго к ближайшему концу цепочки, угол расхождения от апикальной оси 20—25°, в середине цепочки щетинки часто перпендикулярны ее оси. Специализированные щетинки расположены в направлении ближе к оси цепочки, к одному из ее концов. В проекции со створки щетинки расходятся под равным углом или одна пара щетинок под углом 0—10°, другая — 40—55° к апикальной плоскости. Конечные щетинки расходятся широко, затем плавно изгибаются и становятся почти параллельными оси цепочки.

Покоящиеся споры гладкие, 6.5—25.0 мкм шир., 8—11 мкм выс., располагаются в клетке ближе к одной из створок, иногда примыкают к поверхности створки. Первичная створка сильно выпуклая, с четко выраженным ободком по краю и высоким загибом, иногда по краю ряд пор, часто с крупной возвышенностью в центре и крупными или мелкими гранулами и выростами на ней, до 0.8 мкм выс., иногда со сквозным отверстием. Вторичная створка слегка выпуклая. Часто встречаются споры с остатками пояска материнской клетки и рядом крупных отверстий на нем в месте разрушения по краю вторичной створки.

Экология. Один из наиболее массовых видов *Chaetoceros* в Белом море. Встречался в большом количестве в апреле—сентябре (в апреле—мае и сентябре единично, в июне до 3, в июле 0.5—120.0, в августе до 19 тыс. кл/л), при температуре 0.5—18.0 °С и солености 20.5—31.8 ‰. Образование покоящихся спор в июле—сентябре. По литературным данным, отмечен вплоть до ноября, при температуре −1.5—+22 °С (обычно 7—18) и солености 10—30 ‰ (обычно 21—30), в слое 0—10 м, обильный вид в Воронке, Двинском (около устья Унской губы) и Кандалакшском заливах, в Бассейне, доминирует в июле—августе.

Распространение в Белом море. Встречается часто; наблюдался по всему морю: Воронка (Лумбовский залив), Горло, Бассейн (открытая часть), Кандалакшский (открытая часть, губа Чупа) и Онежский заливы (Онежский берег, острова Соловецкие, Рус. Кузов, Анзерский, Парусный, М. Заяцкий, Кондостров, Жижгинский, мыс Печак, губы Троицкая, Кирилловская, Сумская). Приведен ранее: Киселев, 1925, 1939, 1957; Гостиловская, 1948; Федоров, 1969; Кокин и др., 1970; Кольцова, 1971; Голикова и др., 1972; Конопля, 1973; Хлебович, 1974; Житина, 1981; Семина, Сергеева, 1983; Житина, Михайловский, 1990; Лихачева, 1991; Макаревич и др., 1991; Сарухан-Бек и др., 1991; Сергеева, 1991; Гогорев, 1995; Гогорев, Макарова, 1999.

Общее распространение (рис. 3). Арктобореально-тропический вид; Северный Ледовитый океан: Арктический бассейн, моря Норвежское, Гренландское, Баренцево, Белое, Карское, Лаптевых, Чукотское, Бофорта, воды Канадской Арктики, заливы Баффинов, Гудзонов, Фробишер, проливы Гудзонов, Девисов; Атлантический океан: все части, моря Ирландское, Северное, Балтийское, Средиземное.

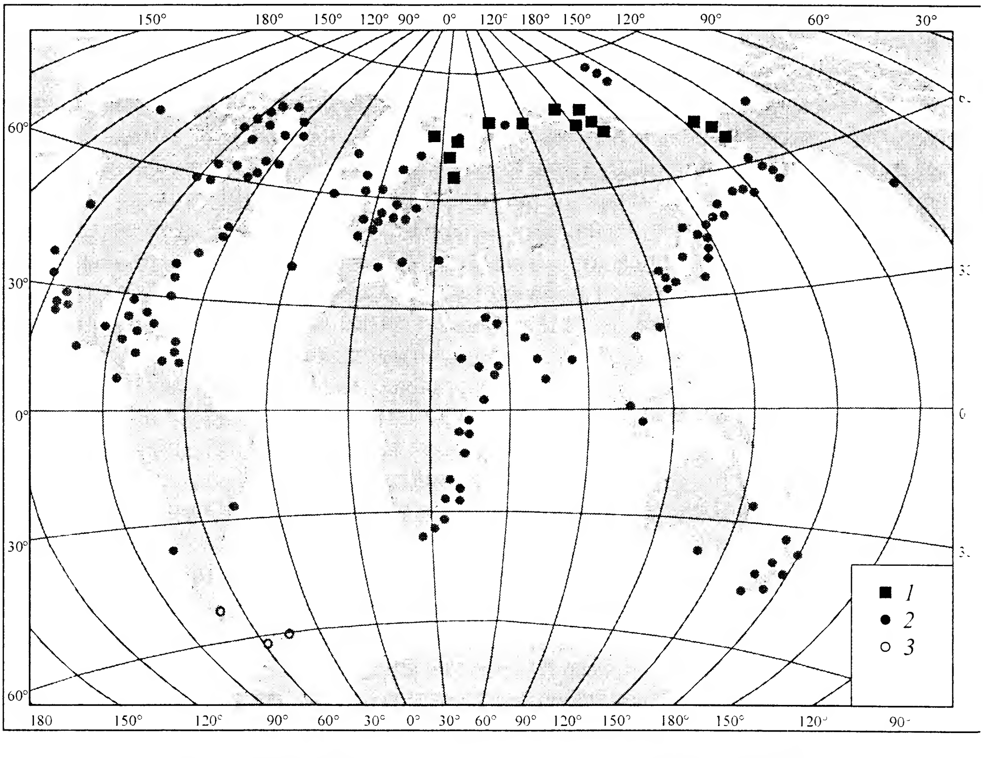
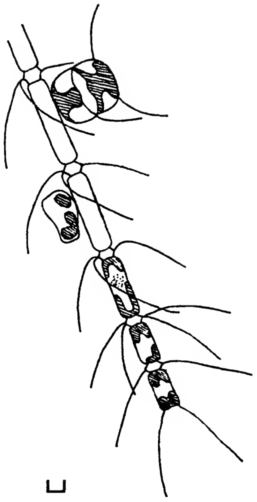


Рис. 3. Распространение *Chaetoceros compressus* в Мировом океане.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Рис. 4. Цепочка *Chaetoceros compressus* с образующимися ауксоспорой и новой двухклеточной цепочкой, проросшей из ауксоспоры.

Масштабная линейка — 10 мкм.



Адриатическое, Черное, Карибское, у восточного побережья Сев. и Ю. Америки, заливы Мэн, Наррагансетт, Чесапикский, Мексиканский, Гондурасский, Паранагуа, проливы Ла-Манш, Чесапикский, Флоридский, Магеллана; Тихий океан: северная и западная части, моря Берингово, Охотское, Японское, Желтое, Восточно-Китайское, Южно-Китайское, у западного побережья Сев. и Ю. Америки, у восточного и южного побережья Австралии, вокруг Н. Зеландии, заливы Калифорнийский, Никоя, Корейский пролив; Индийский океан: моря Красное, Аравийское, Яванское, у восточного и южного побережий Африки, заливы Аденский, Оманский, Персидский и Бенгальский, Мозамбикский пролив.

В июле 2002 г. в районе о-ва Жижгинский наблюдали процесс ауксоспорообразования и прорастания ауксоспор, происходящий в очень высоких клетках, 55—60 мкм (до 106) выс. (рис. 4). Как правило, такие клетки были пустые или с малым объемом цитоплазмы. По-видимому, наиболее высокие клетки являются сперматогониями. Там же в щетинках у некоторых клеток наблюдали хлоропластоподобные образования, сходные по внешнему виду и расположению с таковыми, отмеченными для *C. pseudobrevis* Pav. (Jensen, Moestrup, 1998, figs 169—171; см. также *Chaetoceros* sp. «A» sensu Rines et Hargraves, 1988, fig. 209).

G. Hasle, E. Syvertsen (1996) считают, что специализированные промежуточные щетинки короче обычных. Однако, по данным Hernández-Becerril (1996 : 34, pl. 26, *3*), такие щетинки ближе к концу сильно уменьшаются в диаметре и становятся сходными по диаметру с обычными. При механических повреждениях они легко обламываются и кажутся меньшей длины.

Согласно мнению Hernández-Becerril (1996), *C. compressus* свойственна широкая морфологическая изменчивость в течение жизненного цикла. По нашим данным, в редких случаях, когда специализированные промежуточные щетинки в цепочке отсутствуют, идентификация таксона в СМ затруднена вследствие внешнего сходства с другим широко распространенным в море видом *C. diadema*. Не исключено, что вследствие этого литературные данные о его обилии в планктоне могут быть преувеличены.

Конечные створки *C. compressus* var. *hirtisetus* Rines et Hargraves обычно имеют 3 выроста, а тонкие промежуточные щетинки имеют нежные, длинные, волосковидные кремнеземные шипики (Rines, Hargraves, 1990).

Благодарности

Автор благодарен Л. А. Карцевой за техническую помощь при съемке на СЭМ и подготовке микрофотографий, Е. Г. Гончаровой за помощь в подготовке рисунков.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ФЦП «Мировой океан» (проект № 11/04-А/2) и программы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарчук Л. Л., Зернова В. В., Кольцова Т. И. Диатомовые водоросли некоторых районов арктического шельфа // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. М., 1985. С. 74—93.

Гогорев Р. М. Видовой состав фитопланктона губы Чупа Белого моря // Новости сист. низш. раст. СПб., 1995. Т. 30. С. 7—13.

Гогорев Р. М. Таксономический обзор рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) Белого моря. I. Подрод *Chaetoceros*, секция *Borealia* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 90—100.

Гогорев Р. М., Макарова И. В. Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в Белом море // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 31—40.

Гостиловская М. И. Фитопланктон Гридинской губы Белого моря // Работы Морск. биол. станции Карело-Финск. гос. ун-та. 1948. Вып. 1. С. 93—103.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Отв. ред. И. В. Макарова. Л., 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.

Житина Л. С. Вертикальное распределение фитопланктона в Белом море // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1981. № 1. С. 63—68.

Житина Л. С., Михайловский Г. Е. Ледовая и планктонная флора Белого моря как объект мониторинга // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря. М., 1990. С. 41—49.

Забелина Э. К. Диатомеи в осадках северной части Белого моря // Основные проблемы микропалеонтологии и органогенного осадконакопления в океанах и морях. М., 1969. С. 85—95.

Киселев И. А. Фитопланктон Белого моря // Исследования русских морей. 1925. Вып. 2. № 105. 43 с.

Киселев И. А. Фитопланктон Малой Пирью-губы Белого моря как показатель опресняющего влияния реки Умбы // Тр. Гос. гидролог. ин-та. 1939. Вып. 8. № 18. С. 201—216.

Киселев И. А. Особенности распределения фитопланктона в Белом море // Матер. по комплексному изучению Белого моря. М.; Л., 1957. Вып. 1. С. 282—304.

Кокин К. А., Кольцова Т. И., Хлебович Т. В. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 499—509.

Кольцова Т. И. Эколого-флористическое изучение фитопланктона Белого моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 20 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 160 с.

Лихачева Н. Б. Видовой состав фитопланктона эстуария реки Нильма (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 95—110.

Макаревич П. Р., Дружков Н. В., Бобров Ю. А. Фитопланктон зоны трансформации баренцевоморских и беломорских водных масс // Там же. 1991. С. 121—126.

Макарова И. В. Материалы к изучению ископаемых спор видов рода *Chaetoceros* Ehr. // Бот. матер. Отдела споровых растений Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1962. Т. 15. С. 41—57.

Макарова И. В., Гогорев Р. М. Новые данные о морфологии четырех видов *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 80—88.

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 192—213.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л., 1955. 222 с.

Росс Р., Кокс А., Караева Н. Ш. и др. Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1983. № 5. С. 66—76.

Сарухан-Бек К. К., Радченко И. Г., Кольцова Т. И. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря) // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 111—120.

Семина Г. И., Сергеева О. М. Планктонная флора и биогеографическая характеристика фитопланктона Белого моря // Экология и физиология животных и растений Белого моря. М., 1983. С. 3—17.

Сергеева О. М. Распределение фитопланктона в бассейне Белого моря в июле 1972 г. и в августе 1973 г. // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М., 1991. С. 82—94.

Усачев П. И. Фитопланктон по сборам дрейфующей экспедиции на л/п «Г. Седов» 1937—1939 гг. // Тр. Дрейф. эксп. Главсевморпути на ледок. парох. «Г. Седов» 1937—1940 гг. М.; Л., 1946. Т. 3. Биология. С. 371—397.

Федоров В. Д. Доминирующие формы фитопланктона Белого моря // Докл. АН СССР. 1969. Т. 188. № 4. С. 913—916.

Хлебович Т. В. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л., 1974. С. 56—64.

Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 323—354.

Bailey J. W. Notice of microscopic forms found in the soundings of the Sea of Kamchatka // The American Journal of Science and Arts Second Series. 1856. Vol. 22. P. 1—6.

Brunel J. Le phytoplancton de la Baie des Chaleurs. Montréal, 1962. 365 p.

Bursa A. Phytoplankton in coastal waters of the Arctic Ocean at Point Barrow, Alaska // Arctic. 1963. Vol. 16. N 4. P. 239—262.

Cleve P. T. On diatoms from the Arctic Sea // Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 1873. Bd 1. N 13. P. 1—28.

Cleve P. T. II. Planktonundersokningar: Cilioflagellater och Diatomaceer // Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. 1894. Vol. 20 (III, 2). P. 1—16.

Cleve P. T. Diatoms from Baffins Bay and Davis Strait // Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 1896a. Bd 22. N 3, 4. P. 1—22.

Cleve P. T. Contributions to a description of the plankton-flora of Sweden // Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 1896b. Bd 22 (111). N 5. P. 28—33.

Cleve P. T. A treatise on the phytoplankton of the Atlantic and its tributaries and on the periodical changes of the plankton of Skagerak. Uppsala, 1897a. 28 p.

Cleve P. T., Grunow A. Beitrage zur Kenntnis der arctischen Diatomeen // Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 1880. Bd 17. N 2. P. 1—121.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Sweden und Finnland. I. *Centricae* // Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Stockholm, 1951. Bd 2 (1). 163 p.

Crosby L. H., Wood F. E. J. Studies on Australian and New Zealand diatoms. I. Planktonic and allied species // Transactions of the Royal Society of New Zealand. 1958. Vol. 85 (4). P. 483—530.

Cupp E. E. Marine plankton diatoms of the west coast of North America // Bull. Scripps Institute of Oceanography. Univ. California, 1943. Vol. 5. N 1. 238 p.

Cushing D. H. Studies on plankton populations // J. du Cons. 1953. Vol. 19. N 1. P. 3—22.

Drebes G. Marines phytoplankton. Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). Stuttgart, 1974. 186 p.

Evensen D. L., Hasle G. R. The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscopes // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 153—184.

Gran H. H. Botanik. *Protophyta*: *Diatomaceae*, *Silicoflagellata* og *Cilioflagellata* // The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876—1878. Botany. 1897. Vol. 7. N 24. P. 1—36.

Gran H. H. Die Diatomeen der arktischen Meere. I. Die Diatomeen des Planktons // Fauna Arctica. Jena, 1904. Vol. 3. N 8. P. 509—554.

Gran H. H. XIX. *Diatomeen* / Ed. by K. Brandt, C. Apstein. Nordisches Plankton. Botanischer Teil. Kiel, Leipzig, 1905. Vol. 8. N 19. P. 1—146.

Gran H. H., Angst E. C. Plankton diatoms of Puget Sound // Publications Puget Sound Biological Station. 1931. Vol. 7. P. 417—517.

Gran H. H., Yendo K. Japanese diatoms. I. On *Chaetoceras*. II. On *Stephanopyxis* // Videnkapsselskapets Skrifter. I. Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse. Christiania, 1914. Vol. 8. P. 1—29.

Hargraves P. E. Studies on marine plankton diatoms. IV: Morphology of *Chaetoceros* resting spores // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 99—120.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Arctic diatoms in the Oslofjord and the Baltic Sea, a bio- and paleographic problem? // Preceed. 10th Intern. Diatom Symp. (H. Simola, ed.). Koeltz, Koenigstein, 1990. P. 285—300.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Marine diatoms // Identifying marine diatoms and *Dinoflagellates* / Ed. by C. R. Thomas. San Diego, 1996. P. 5—385.

Hendey N. I. An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V: *Bacillariophyceae* (Diatoms). Fishery Invetigations, Ser. IV. London, 1964. 317 p.

Hendey N. I., Cushing D. H., Ripley G. W. Electron microscope studies of diatoms // J. Royal microscopical society, III. 1954. Vol. 74. P. 22—34.

Hernández-Becerril D. U. A morphological study of *Chaetoceros* species (*Bacillariophyta*) from the plankton of the Pacific Ocean of Mexico // Bull. nat. Hist. Mus. Lond. (Bot.). 1996. Vol. 26. N 1. P. 1—73.

Hernández-Becerril D. U., Granados C. F. Species of the diatom genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) in the plankton from the southern Gulf of Mexico // Botanica Marina. 1998. Vol. 41. P. 505—519.

Hustedt F. Atlas der Diatomaceen-Kunde, pls 321—327, 337—344 / Ed. by A. Schmidt. Atlas der Diatomaceen-Kunde. Leipzig, 1920—1921.

Hustedt F. Die Kiselalgen Deutschlands, Osterreich und der Schweiz // L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. 1930. Vol. 7. N 1. P. 1—920.

Ikari J. On the formation of auxospores and resting spores of *Chaetoceros teres* Cleve // Botanical Magazine, Tokyo. 1921. Vol. 35 (420). P. 222—227.

Ikari J. On some *Chaetoceras* of Japan. II // Bot. Mag. Tokyo, 1928. Vol. 42(497). P. 247—262.

Jensen K. G., Moestrup Ø. The genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) in inner Danish coastal waters // Opera Botanica. Copenhagen, 1998. N 133. 68 p.

Lauder H. S. Remarks on the Marine *Diatomaceae* found at Hong Kong, with Descriptions of new Species // Trans. Microsc. Soc. London N. S. 1864. Vol. 12. P. 75—79.

Lebour M. V. The planctonic diatoms of northern seas. London, 1930. 244 p.

Meunier A. Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc D'Orléans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. 355 p.

Meunier A. Microplancton de la Mer Flamande. 1. Le genre *Chaetoceros* Ehr. // Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1913. Vol. 7. N 2. P. 1—49(58).

Navarro J. N. A survey of the marine diatoms of Puerto Rico. III. Suborder *Biddulphiineae*: Family *Chaetoceraceae* // Botanica Marina. 1982. Vol. 25. P. 305—319.

Okamura K. Some *Chaetoceros* and *Peragallia* of Japan // Bot. Mag. Tokyo, 1907. Vol. 21. N 244. P. 89—106.

Okuno H. Electron microscopical study on fine structure of diatom frustules. XIV. Observation on the genus *Chaetoceros* // Bot. Mag. Tokyo, 1956. Vol. 69. N 814. P. 186—200.

Ostenfeld C. H. Phytoplankton from the sea around the Faeröes / Ed. by E. Warming. Botany of the Faeröes. Copenhagen, 1903a. Vol. 2. P. 558—612.

Ostenfeld C. H. Part VII. Marine plankton diatoms // In: J. Schmidt. Flora of Koh Chang. Botanisk Tidsskrift. 1903b. Vol. 25. P. 1—245.

Pankov H. Algenflora der Ostsee. II. Plankton. Stuttgart, 1976. 493 p.

Peragallo H., Peragallo M. Diatomees marines de France et des Districts Maritimes Voisins / Ed. by J. Tempere. 1897—1908. 493 p.

Pickett-Heaps J. D. Cell division and morphogenesis of the centric diatom *Chaetoceros decipiens* (*Bacillariophyceae*). I. Living cells // J. Phycol. 1998a. Vol. 34. N 6. P. 989—994.

Pickett-Heaps J. D. Cell division and morphogenesis of the centric diatom *Chaetoceros decipiens* (*Bacillariophyceae*). II. Electron microscopy and a new paradigm for tip growth // J. Phycol. 1998b. Vol. 34. N 6. P. 995—1004.

Pickett-Heaps J. D., Klein A. G. Tip growth in plant cells may be amoeboid and not generated by turgor pressure // Proc. R. Soc. Lond. B. 1998. Vol. 265. P. 1453—1459.

Quillfeldt C. H. von. Diatoms in fjords and coastal waters of northern Norway: species composition and succession. (Paper III) // Ice algae and phytoplankton in north Norwegian and Arctic waters: Species composition, succession and distribution. Tromsø, 1996. 97 p.

Ricard M. Atlas du phytoplankton marin. Diatomophycees. Paris, 1987. Vol. 2. 297 p.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U.S.A. // Bibliotheca Phycology. 1988. Vol. 79. 196 p.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. Mophology and taxonomy of *Chaetoceros compressus* Lauder var. *hirtisetus* var. nova, with preliminary consideration of closely related taxa // Diatom Research. 1990. Vol. 5(1). P. 113—127.

Schütt F. Arten von *Chaetoceras* und *Peragallia* Ein Beitrag zur Hochseeflora // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1895. Vol. 13. N 2. P. 35—48.

SUMMARY

Based on a study of the White Sea phytoplankton the diagnoses of three *Chaetoceros* taxa are extended and precised. The comparison of original and published data on morphology of the species is given. A new form of *C. decipiens* is described. The data on abundance, spatial and seasonal distribution of *Chaetoceros* species in the White Sea, their temperature and salinity ranges are given. The maps of geographical distribution of the taxa in the World ocean are compiled.

УДК 582.893 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 7

© Е. В. Клюйков

НОВЫЙ ВИД РОДА *ELAEOSTICTA* (*UMBELLIFERAE*) ИЗ ИРАНА

E. V. KLJUYKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ELAEOSTICTA* (*UMBELLIFERAE*) FROM IRAN

Московский государственный университет
119899 Москва, Воробьевы горы
Поступила 30.12.2004

На территории Южного Ирана по материалам гербария Института лесов и пастбищ Ирана в Кередже (TARI) описан новый вид *Elaeosticta ramosissima* Kljuykov sp. nov., хорошо отличающийся ажурным метельчатым соцветием от всех известных видов этого рода.

Ключевые слова: новый вид, Иран, *Elaeosticta ramosissima*, *Umbelliferae.*

Во время научной поездки в Иран в 2001 г. в гербарии Института лесов и пастбищ в Кередже (TARI) был обнаружен гербарный образец очень необычного растения из южной провинции Ирана Chaharmahal-e Bakhtiari, предварительно определенный как вид рода *Scaligeria* DC. Гербарный образец содержал только надземную часть растения, состоящую из сильно разветвленного метельчатого соцветия с тонкими растопыренными ветвями, многочисленными мелкими зонтиками и зонтичками и очень тонкими длинными нитевидными цветоножками. Растение к середине августа находилось в необычной для этого южного района Ирана вегетационной фазе — еще только отцветало, тогда как многие другие травянистые многолетники и особенно эфемероиды обычно находятся здесь в состоянии покоя.

Для выяснения родовой принадлежности были изучены молодые плоды этого растения. Плоды голые, без ребер, экзокарп на поперечном срезе из очень крупных, расширенных в тангентальном направлении тонкостенных клеток, значительно крупнее клеток мезокарпа. Такой экзокарп, довольно редкий в семействе зонтичных, до сих пор был выявлен в данном регионе только у представителей рода *Elaeosticta.* Все остальные существенные признаки — наличие листочков оберток и оберточек, отсутствие зубцов чашечки, подобные лепестки, а также многочисленные мелкие секреторные канальцы в перикарпии плода — лишь подтверждали точку зрения о сходстве данного растения с родом *Elaeosticta.* Однако видов с подобным ажурным соцветием в роде *Elaeosticta* еще не было известно. Поэтому, несмотря на отсутствие листьев, которые, как правило, у других видов рода *Elaeosticta* ко времени цветения отмирают, его можно описать в качестве нового вида этого рода. Следует заметить, что подобный тип ветвления (но не в таком крайнем варианте, когда отсутствует конечный зонтик и ветвление становится метельчатым) встречается у ряда видов *Elaeosticta* в Иране и в Средней Азии (например, у *E. meifolia* Fenzl, *E. bucharica* (Korovin) Pimenov, Kljuykov et V. N. Tikhom. и др.). Такие виды в целом дольше вегетируют, зацветают в более поздние сроки и их плоды созревают гораздо позже, чем у видов с развитым конечным зонтиком.

Elaeosticta ramosissima Kljuykov sp. nov. — Plantae tota glabrae, glaucescentes. Radix ignota. Caules solitarii, ad 40 cm alt., basi 2 mm in diam., teretes, a basi multiramosi, ramis primariis subhorizontalibus divaricatis inferne alternis, in parte media oppositis, superne — ternis, ramis secundariis brevibus, synflorescentiam latam paniculatam collucatam formantes. Folia caulina inferia breviter petiolata anguste vaginata, laminis ignotis, reliqua ad vaginas breves lanceolatas fuscescentes reducta. Umbellae centrales nullae, laterales 2.5—4 cm in diam., 2—3-radiatae, radiis subaequilongis, ad 3 cm lg.,

divaricatis, tenuibus, involucris 3—4, lanceolatis, brevibus, margine albo-marginatis. nervis brunneis. Umbellulae 2—6-radiolatae, phyllis involucellorum involucellis 4—6. lanceolatis, brevibus, margine late albo-marginatis, nervis brunneis, pedicellis subaequilongis, capillaceis, ad 8—10 mm lg., divaricatis, purpureis. Dentes calycini inconspicui. Petala alba elliptica, 0.8—0.9 mm lg., subemarginata, apice acuminato incurvo attenuato. Stylopodia applanata, stylodia ad 0.8 mm lg., dorso reflexa. Fructus juveniles ambitu

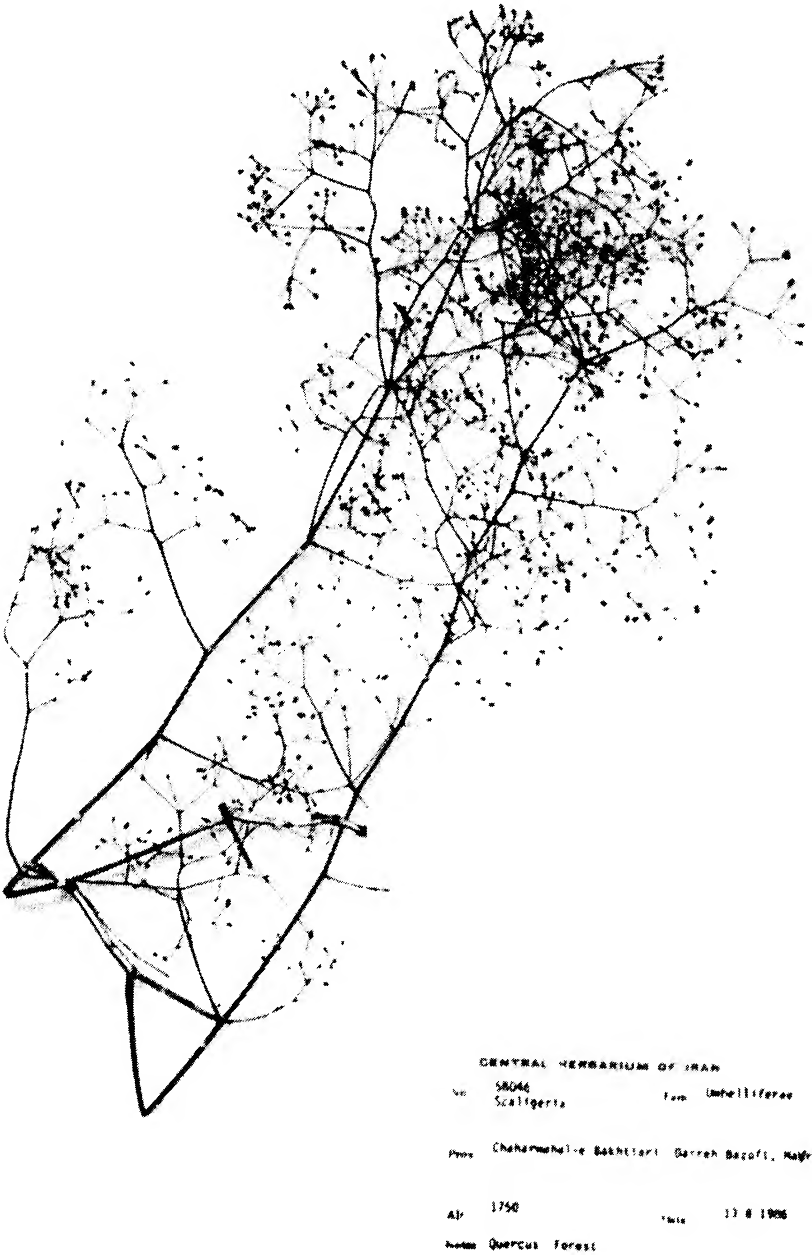

CENTRAL HERBARIUM OF IRAN
Scaligeria
Fam. Umbelliferae
Prov. Chaharmahal-e Bakhtiari Darreh Bazoft
Alt. 1750
Hab. Quercus forest

Рис. 1. *Elaeosticta ramosissima*, тип (TARI).

obconici vel obovati, glabri, jugis subinconspicuis, cellulis exocarpii magnis, leptodermaticis, radialiter elongatis, cellulis mesocarpii parvulis parenchymaticis, cellulis endocarpii et spermodermatis parvulis, vittis vallecularibus multis et angustis, 2—4, commissuralibus 6—8.

Typus: Iran, Chaharmahal-e Bakhtiari, Darreh Bazott, Mavraz, alt. 1750 m, Quercus forest, 13 VIII 1986, V. Mozaffarian, 58046 (TARI) — figs 1, 2.

Affinitas: Species nostra *Elaeostictae meifoliae* Fenzl similis, a qua tamen inflorescentia collucata, ramis primariis subhorizontalibus, secundariis brevibus, umbellis 2—3 (nec 4—8)-radiatis, radiis subaequilongis, divaricatis (nec distincte inaequilongis, non divaricatis), pedicellis 8—10 mm lg., capillaceis, subaequilongis divaricatis (nec ad 5 mm lg., filiformibus, inaequilongis, non divaricatis), stylopodiis applanatis (nec breviconicis) bene differt.

Растение сизоватое, совершенно голое. Корень неизвестен. Стебель до 40 см выс., около 2 мм в диам. у основания, округлый, от основания сильноветвящийся, без конечного зонтика; ветви горизонтальные, нижние очередные, средние супротивные, верхние обычно по 3, веточки второго порядка укороченные; соцветие — рыхлая ажурная метелка. Нижние стеблевые листья на черешках с узкими влагалищами; листовые пластинки неизвестны; остальные стеблевые листья в виде коротких ланцетных буроватых влагалищ. Зонтики 2.5—4 см в диам.; 2—3-лучевые, лучи более или менее равные, до 3 см дл., тонкие расставленные. Листочки обертки в числе 3—4, ланцетные, короткие с коричневой жилкой, по краю белоокаймленные. Листочки оберточки в числе 4—6, ланцетные, короткие, широко белопленчатые с коричневой жилкой. Зонтички с 2—6 цветками; цветоножки нитевидные, пурпурно-фиолетовые, более или менее равные, 8—10 мм дл., расставленные. Зубцы чашечки отсутствуют. Лепестки белые, овальные, 0.8—0.9 мм дл., слегка выемчатые, с узкой загнутой внутрь верхушкой. Подстолбия уплощенные; стилодии 0.8 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Молодые плоды обратноконические или обратнояйцевидные, голые, без ребер; экзокарп из крупных клеток, значительно крупнее мезокарпических, расширенных в радиальном направлении с тонкими оболочками; комиссура узкая; мезокарп из мелких клеток; секреторные канальцы многочисленные мелкие, по 2—4 в ложбин-

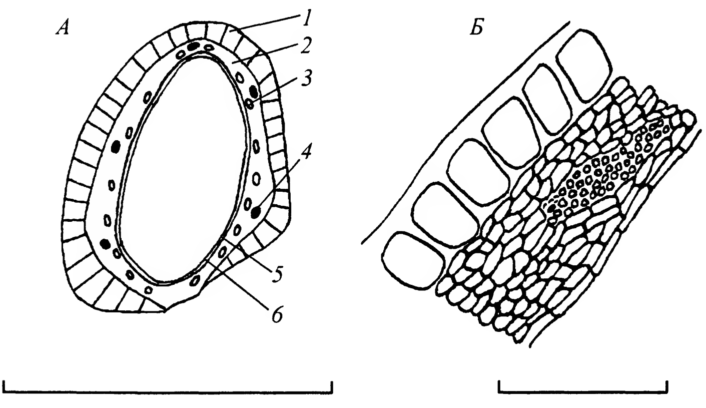


Рис. 2. Поперечный срез молодого плода *Elaeosticta ramosissima*.

А — схема поперечного среза мерикарпия, *Б* — участок перикарпа в области бокового ребра. *1* — экзокарп, *2* — мезокарп, *3* — секреторные канальцы, *4* — проводящий пучок, *5* — эндокарп, *6* — семенная оболочка. Масштабные линейки, мм: *А* — 1, *Б* — 0.1.

ках, на комиссуральной стороне 6—8. Эндокарп и семенная оболочка из мелких клеток.

Родство: от близкого вида *Elaeosticta meifolia* Fenzl хорошо отличается ажурным соцветием, первичными веточками горизонтальными, вторичными — укороченными, зонтиками 2—3 (но не 4—8)-лучевыми, с лучами более или менее равными, расставленными (но не резко неравными и нерасставленными), цветоножками 8—10 мм дл., более или менее равными, волосовидными (но не нитевидными, до 5 мм дл., не расставленными), подстолбиями уплощенными (но не коротконическими).

Распространение: вид известен только из типового местонахождения.

SUMMARY

The new species *Elaeosticta ramosissima* Kljuykov sp. n. is described from the southern Iran. It is well distinct from the other known species of the genus by openwork paniculate inflorescence.

УДК 582.751.4 Бот. журн., 2005 г., т. 90, **№ 7**

© А. А. Светлова

СИСТЕМАТИКА ВИДОВ СЕКЦИИ *ADENOLINUM* РОДА *LINUM* (*LINACEAE*) ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

A. A. SVETLOVA. SYSTEMATICS OF THE GENUS *LINUM* SPECIES OF THE SECTION *ADENOLINUM* (*LINACEAE*) IN THE FLORA OF EAST EUROPE

Ботанический институт В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: aas1980@mail .ru

Поступила 30.12.2004
Окончательный вариант получен 02.02.2005

Проведено таксономическое изучение 6 видов секции *Adenolinum* рода *Linum* флоры Восточной Европы: *L. austriacum*, *L. perenne*, *L. komarovii* subsp. *boreale*, *L. squamulosum*, *L. marschallianum* и *L. extraaxillare*. Критически изучен гербарный материал. Выбраны лектотипы *L. austriacum* и *L. perenne*. Определены категории типовых образцов *L. squamulosum* и *L. komarovii* subsp. *boreale*. Впервые проведено исследование ультраскульптуры поверхности семени и анатомического строения семенной кожуры (исключая *L. extraaxillare*). Изученные виды различаются особенностями слизевых клеток экзотесты и клеток экзотегмена семенной кожуры, а также ультраскульптурой поверхности семени и формой рубчика. Выявлены дополнительные признаки, позволяющие подтвердить самостоятельность *L. squamulosum* и *L. marschallianum*, уточнить систематическое положение *L. komarovii* subsp. *boreale*, а также достоверно идентифицировать *L. austriacum* и *L. perenne*.

Ключевые слова: *Linum*, *L. austriacum*, *L. perenne*, *L. komarovii* subsp. *boreale*, *L. squamulosum*, *L. marschallianum*, *L. extraaxillare*, анатомическое строение семенной кожуры, ультраскульптура поверхности семян, таксономия, Восточная Европа.

Секция *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. является одной из наиболее таксономически сложных в роде *Linum* L. Она содержит около 20 близких и нередко трудно различимых видов. Имеются значительные разногласия в отношении трактовки видов Восточной Европы, их объема, самостоятельности и родственных связей. Существует также проблема идентификации видов вследствие их большого морфологического сходства и вариабельности ряда признаков, считающихся диагностическими, и, наконец, есть нерешенные вопросы, связанные с типификацией некоторых видов.

Для Восточной Европы разными авторами указывается от 2 (с подвидами) до 6 видов. С. В. Юзепчук (1949) во «Флоре СССР» приводит 6 видов: *L. perenne* L., *L. austriacum* L., *L. boreale* Juz., *L. euxinum* Juz., *L. marschallianum* Juz. и *L. extraaxillare* Kit. Столько же видов представлено и в обработке Т. В. Егоровой (1996) во «Флоре Восточной Европы», однако *L. boreale* ею принят в качестве подвида *L. komarovii* Juz., а *L. euxinum* синонимизирован с *L. squamulosum* Rudolphi.

D. Ockendon и S. Walters (1968) приводят во «Flora Europaea» 2 вида — *L. perenne* и *L. austriacum* с подвидами. *L. boreale* они относят в синонимы к *L. perenne* subsp. *alpinum* (Jacq.) Ockendon. *L. extraaxillare* принят ими как подвид *L. perenne* subsp. *extraaxillare* (Kit.) Nyman. *L. euxinum* названные авторы считают подвидом *L. austriacum* — *L. austriacum* subsp. *euxinum* (Juz.) Ockendon, а *L. marschallianum* — синонимом последнего. *L. squamulosum* ими вообще не упоминается, так же как и авторами «Определителя высших растений Крыма» (Чернова, 1972) и «Определителя высших растений Украины» (Доброчаева, 1987), хотя этот вид был описан из Крыма. Юзепчук (1949) и P. Davis (1967) отнесли *L. squamulosum* в синонимы *L. austriacum.*

Нередко возникают трудности при разграничении *L. austriacum* и *L. perenne.* Эти таксоны обычно считаются «хорошими видами» и, насколько нам известно, их никто не рассматривал как конспецифичные. Однако, по мнению многих авторов (Юзепчук, 1949; Ockendon, Walters, 1968; Егорова, 1996, и др.), эти виды достоверно различаются лишь по характеру цветоножек, которые у *L. austriacum* при отцветании, а в особенности при плодах, дуговидно изогнуты и обращены обычно вниз, а у *L. perenne* — прямые, обращенные вверх или косо вверх. Поэтому в состоянии цветения эти виды идентифицировать практически невозможно, так как значения их отличительных признаков (в основном размеров чашелистиков) являются перекрывающимися. Довольно сложно эти виды различить и по степени развития каудекса, который у *L. perenne* более сильно развит, чем у *L. austriacum.*

Целью настоящей работы было разрешение изложенных выше таксономических вопросов посредством критического изучения гербарного материала по *L. perenne*, *L. austriacum*, *L. komarovii* subsp. *boreale*, *L. squamulosum*, *L. marschallianum* и *L. extraaxillare*, личных сборов и наблюдений в природе, а также посредством исследования ультраскульптуры поверхности семян этих видов и анатомии их семенной кожуры для выявления дополнительных таксономически значимых признаков.

Материал и методика

В процессе исследования нами был критически изучен гербарный материал по *Linum perenne*, *L. austriacum*, *L. komarovii* subsp. *boreale*, *L. squamulosum*, *L. marschallianum* и *L. extraaxillare*, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), на кафедре ботаники С.-Петербургского государственного университета (LECB), в Московском педагогическом государственном университете (MOSP), биологическом и географическом факультетах Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW, MWG), в Никитском ботаническом саду (Ялта — YALT), Крымском Аграрном университете (CSAU) и Таврическом государственном университете им. В. И. Вернадского (г. Симферополь — SIMF).

Кроме того, нами был исследован материал, собранный во время экспедиций по Украине в июне—августе 2004 г., а также живые растения *L. austriacum* и *L. pe-*

renne, растущие на опытных участках Всероссийского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) в г. Пушкине.

Макроморфологию семян (форма и размеры) исследовали с помощью бинокулярной лупы МБС-2. Размеры определяли у 10—15 семян каждого вида.

Нами были изучены ультраскульптура поверхности семян 5 названных выше таксонов и анатомическое строение их семенной кожуры. Исследование ультраскульптуры поверхности семян проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), а анатомии семенной кожуры — с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ).

Препараты поперечных срезов семян готовили по общепринятой методике подготовки материала для его исследования в ТЭМ (Быкова, Яковлева, 1991; Яковлева, Кравцова, 1999; Яковлева и др., 2002). Для лучшего фиксирования семена прокалывали и выдерживали несколько суток в 3%-м растворе глутаральдегида. Далее их фиксировали 2%-м раствором осмия в течение суток. Обезвоживание материала проводили в серии растворов ацетонов возрастающих концентраций (от 30 до 100 %). Заливку проводили в смесь эпона и аралдита. Полутонкие срезы семенной кожуры (1 мкм толщ.) получали с помощью ультрамикротома Ultracut E. Срезы окрашивали 1%-м раствором толуидинового синего на боратном буфере (1%-м растворе буры). Полутонкие срезы рассматривали под световым микроскопом МБИ-1 при увеличении ×10 × 7 (70) и ×40 × 7 (280). Фотографии препаратов сделаны с помощью цифровой фотокамеры Casio QV-2300UX. Для описания поверхности семян использована терминология W. Barthlott (1981). При описании препаратов поперечных срезов семенной кожуры применялась терминология, использованная в 6-м томе сводки «Сравнительная анатомия семян» (2000).

Материалом для исследования макро-, микроструктуры и анатомии семенной кожуры служили сухие зрелые семена, взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Для исследования скульптуры поверхности и анатомического строения семенной кожуры семян льнов материал брался с 2—3 растений каждого вида в количестве 8—10 зрелых семян с каждого экземпляра из разных коробочек.

Список образцов исследованных видов рода *Linum*:

L. austriacum L.: Харьковская губерния, Старобельский р-н, с. Закотное, меловое обнажение, 22 VI 1904, № 60в, Б. Кашменский; там же, Сумский уезд, Гребениково, по склону в Братском лесу, 28 V 1906, № 348, Н. Андросов; Молдавская ССР, Оргеевский р-н, степной склон к р. Куне близ впадения в р. Реут, 28 VI 1949, № 356, А. Г. Борисова; окр. Уральска, Савушкины луга, 19 VI 1925, № 209, Т. И. Пояркова.

L. komarovii subsp. *boreale* (Juz.) Egor.: [Архангельская обл.], prov. Archangel, ad Ussam, пойма, 27 VII 1905, R. Pohle; Архангельская губерния, Печорский р-н, по р. Кось, VII 1909, А. В. Журавский и др.; Полярный Урал, бассейн р. Войкара, вост. склон Урала к югу от перевала Лабагей [без указания даты сбора], Б. Н. Городков; [Омская обл.], Полярный Урал, верхнее течение р. Соби, приток Оби, Елецкий путь, луг на берегу Соби, 27 VII 1924, № 458, Б. Н. Городков.

L. marschallianum Juz.: Крым, Алупка, Ай-Петри, горы, 28 VI 1914, № 392, И. И. Спрыгин; там же, Бабуган-Яйла, скалы и осыпи, 23 VII 1946, № 193, С. В. Юзепчук; там же, гора Роман-Кош (Бабуган-Яйла), 20 VII 1948, № 745, он же.

L. perenne L.: Смоленская губерния, станция Чайчала, 15 VI 1900, Д. Янишевский; горы Башкирии, 12 VI [без указания года сбора], Fischer; Башкирия, Буздякский р-н, окр. с. Кайлы-Тюркеево, каменистые степи по р. Чермасан, 26 VII 1943, М. Котов; Саратовская губерния, окр. г. Хвалынска, меловые обнажения, окр. монастыря Черемшан, 8 VII 1920, № 703, К. Ю. Гросс.

L. squamulosum Rudolphi: Крым, Евпаторийский р-н, крутой обрыв берега моря у урочища Джан-Гуль, близ Терновой балки, 23 VI 1925, № 40, E. Wulff; там же, Тарханкутский п-ов, 12 VI 1935, Н. Н. Дзен-Литовская.

Результаты и обсуждение

В последнее время для исследования таксономически сложных групп очень часто используют признаки ультраскульптуры поверхности семян и анатомии семенной кожуры. У рода *Linum* эти признаки изучены недостаточно, причем для весьма небольшого числа видов.

Данные об ультраскульптуре поверхности семян имеются только в работе F. Boesewinkel (1980), и они касаются лишь одного вида — *L. usitatissimum* L., представителя секции *Linum.*

Анатомическое строение семенной кожуры изучено у 4 видов: *L. usitatissimum*, *L. bienne* Mill., *L. angustifolium* Huds. и *L. perenne* (Хржановский и др., 1979). Из этих видов только последний относится к рассматриваемой нами секции. Было установлено, что все изученные виды имеют сходное строение семенной кожуры, которая состоит из 5 хорошо дифференцированных слоев. Наружный слой, состоящий из 1 ряда слизевых клеток, — эпидерма. Второй слой представлен паренхимными клетками с опробковевшими стенками. Следующий (третий) слой — склеренхима, придающая жесткость и прочность семенной кожуре. Четвертый слой образован паренхимными клетками, и, наконец, пятый — пигментный слой, который содержит флабофены, отвечающие за окраску семени. Первые 2 слоя являются производными наружного интегумента, а 3 последние — внутреннего. В рассматриваемой работе приводятся довольно детальные рисунки срезов семенной кожуры исследованных видов. Сравнение этих результатов исследования с нашими данными представляет значительные трудности, так как были сделаны срезы 15 мкм толщ., что было обусловлено методикой, отличной от нашей (заметим, что мы изготавливали срезы 1 мкм толщ.).

Boesewinkel (1980) было проведено детальное исследование строения и развития семенной кожуры у *L. usitatissimum*, в которой также различается 5 слоев, возникающих на базе обоих интегументов. В сводке «Сравнительная анатомия семян» (Boesewinkel, Bouman, 2000) также отмечается, что семенная кожура льнов состоит из 5 слоев, но эти слои обозначены с применением другой терминологии. В этой работе в семенной кожуре различают экзотесту, эндотесту, лигнифицированный фиброзный экзотегмен, слой поперечных клеток и пигментный слой. В нашей работе мы придерживались в основном этой терминологии, но термин «слой поперечных клеток» мы обозначили слоем паренхимных клеток. Следует отметить, что строение семенной кожуры дано в «Сравнительной анатомии семян» схематически.

Приведем данные наших исследований. Семена изученных нами видов рода *Linum* яйцевидные или эллиптические, 3—5 мм дл. и 1—3 мм шир., темно-коричневые, в поперечном сечении эллиптические.

Ультраскульптура поверхности семян у всех исследованных видов мелкосетчатая, образованная изодиаметрическими полигональными клетками экзотесты. Вместе с тем между видами имеются некоторые различия. У *L. perenne* все антиклинальные стенки клеток экзотесты немного приподняты, отчего наружные периклинальные стенки вогнутые (табл. I, *1*), тогда как у *L. austriacum* они не приподняты, вследствие чего наружные периклинальные стенки клеток плоские (табл. I, *2*). У *L. squamulosum* (табл. I, *3*) и *L. marschallianum* (табл. I, *4*) структура экзотесты похожа на таковую у *L. austriacum.* По своей структуре *L. komarovii* subsp. *boreale* (табл. I, *5*) ближе к *L. perenne*, однако от последнего и всех других изученных нами видов он отличается сильно выраженным рельефом поверхности семени.

Различия между видами наблюдаются и по форме рубчика. Наиболее сильно по этому признаку отличаются *L. perenne* и *L. austriacum.* У первого из них рубчик округлый (табл. II, *1*), а у второго — эллиптический (табл. II, *2*). Эллиптическую форму рубчика имеют также *L. komarovii* subsp. *boreale* (табл. II, *5*), *L. squamulosum* (табл. II, *3*) и *L. marschallianum* (табл. II, *4*); они обнаруживают различия по форме клеток рубчика.

Семенная кожура изученных нами видов рода *Linum* на поперечных срезах имеет одинаковый план строения. В ней, так же как и предыдущие авторы, мы различаем 5 слоев: экзотесту, эндотесту, экзотегмен, слой облитерированных паренхимных клеток и пигментный слой.

На поперечных срезах клетки экзотесты имеют прямоугольную форму и в большей или меньшей степени вытянуты в тангенциальном направлении. Как правило, клетки экзотесты заполнены слизью, в которой при окраске толуидиновым синим можно различить 3 зоны. В зрелом семени наружные стенки клеток экзотесты обычно разрываются (кроме *L. komarovii* subsp. *boreale*), слизь выходит наружу и покрывает все семя плотным слоем.

Эндотеста образована 1—2 рядами тонкостенных, паренхимных, в некоторых случаях облитерированных клеток. Экзотегмен представлен крупными толстостенными клетками, обусловливающими прочность семенной кожуры. Клетки варьируют по форме от квадратных до вытянутых в радиальном направлении. Далее расположен слой паренхимных облитерированных клеток. И наконец, последний внутренний слой семенной кожуры — это пигментный слой. Клетки его содержат флабофены, которые определяют окраску семян льнов. Как правило, семена исследованных представителей рода *Linum* темно-коричневого цвета.

Сравнительное изучение строения семенной кожуры показало, что изученные нами виды различаются по форме слизевых клеток экзотесты, а также по форме клеток экзотегмена и толщине их стенок.

Так, на поперечном срезе слизевые клетки *L. perenne* имеют неправильную прямоугольную форму, они одинаковые по длине, сильно вытянутые в тангенциальном направлении (табл. III, *1*). Наружные стенки их содержат пектины, которые приобретают розовую окраску при взаимодействии с толуидиновым синим. При реакции с этим же веществом в слизи, заполняющей клетки, выявляются 3 слоя: 2 менее интенсивно окрашенных светло-розовых слоя и разделяющий их более темно окрашенный слой. У *L. austriacum* в отличие от *L. perenne* слизевые клетки прямоугольные, более крупные, разные по длине и значительно менее вытянутые (табл. III, *2*). Но цветовая дифференциация слизи у этого вида такая же, как и у *L. perenne.* По форме клеток экзотегмена эти виды также не различаются.

L. squamulosum отличается от *L. austriacum* более крупными и одинаковыми по длине слизевыми клетками округлой (а не прямоугольной) формы (табл. III, *3*). Однако у этого вида наблюдается та же цветовая дифференциация слизи, что и у *L. perenne* и *L. austriacum.* От последнего вида *L. squamulosum* отличается более узкими и тонкостенными клетками экзотегмена.

L. marschallianum по форме и размерам слизевых клеток экзотесты и цветовой дифференциации слизи практически неотличим от *L. perenne* (табл. III, *4*). Следует, однако, заметить, что довольно часто под слизевыми клетками наблюдается еще слой, который окрашивается в голубовато-зеленоватый цвет. На данном этапе исследования трудно сказать, является ли эта дифференциация по цвету следствием наличия отдельного слоя клеток, или же она обусловлена неоднородностью содержимого внутри самих клеток. Клетки экзотегмена *L. marschallianum* квадратные или эллиптические, с округлой полостью, чего не наблюдается ни у одного из изученных в работе представителей рода.

L. komarovii subsp. *boreale* отличается от *L. perenne* более крупными, короткими, неправильной формы слизевыми клетками экзотесты (табл. III, *5*), наружные стенки которых, как и у других видов, содержат пектины. Но в отличие от предыдущих представителей в зрелом семени *L. komarovii* subsp. *boreale* стенки клеток разбухают, но не разрываются. Сами клетки этого вида заполнены голубовато-зеленоватым лигниноподобным веществом. В настоящее время установить природу этого вещества не представляется возможным, и этот вопрос требует дальнейшего изучения. Клетки экзотегмена *L. komarovii* subsp. *boreale* имеют эллиптическую, а не прямоугольную, как у *L. perenne* (табл. I, *3*), форму и с более толстыми стенками, чем у этого вида.

Рассмотрим теперь вопросы систематики изученных нами видов *Linum* с привлечением оригинальных данных по ультраскульптуре поверхности семени и анатомии семенной кожуры.

L. austriacum L. и *L. perenne* L. признаются многими авторами как самостоятельные, хотя эти виды, как неоднократно отмечалось в литературе и как было показано нами выше, очень слабо обособлены морфологически. Однако, согласно проведенным нами исследованиям, они хорошо отличаются рельефом поверхности семени (табл. I, *1*, *2*), по форме рубчика (табл. II, *1*, *2*) и анатомическому строению семенной кожуры (табл. III, *1*, *2*). Таким образом, полученные нами данные являются не только дополнительным аргументом в пользу видовой самостоятельности *L. austriacum* и *L. perenne*, но и дают возможность точно идентифицировать эти растения.

Говоря об отличиях между *L. austriacum* и *L. perenne*, интересно привести некоторые результаты наших наблюдений живых растений этих видов на опытном участке ВИР в г. Пушкине в период их цветения. В это время, когда по характеру цветоножек эти виды не отличаются, их можно было дифференцировать по длине и окраске тычиночных нитей. Так, у короткостолбиковых цветков *L. austriacum* тычиночные нити 6—7 мм, а у *L. perenne* — 8—9 мм дл. Тычиночные нити живых растений обоих видов в основании желтые, в середине белые, а на верхушке синие или серовато-голубоватые. У *L. austriacum* желтая зона тычиночной нити составляет 4, белая — 1, синяя — 2 мм, а у *L. perenne* — 4, 3 и 1 мм соответственно. Но у *L. austriacum* верхушка тычиночной нити ярко-синяя, в то время как у *L. perenne* она серовато-голубоватая. Заметим, что на гербарных экземплярах окраска тычиночных нитей обычно сохраняется. Насколько можно наблюдать, оба вида имеют длительный период цветения и завязывания плодов. Но *L. perenne* начинает и заканчивает цветение раньше, чем *L. austriacum*. Например, 15 VII 2004 г. *L. perenne* уже завязал плоды и практически не образовывал цветков, а *L. austriacum* цвел и завязывал плоды. Однако приведенные здесь данные по исследованию живых растений носят предварительный характер и нуждаются в проверке на большем количестве материала.

L. squamulosum Rudolphi, с которым, на наш взгляд, справедливо отождествляют *L. euxinum* Juz. (Смирнов, 1965; Егорова, 1996; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), судя по анатомическим данным, близок, но не идентичен *L. austriacum*. Напомним, что название *L. squamulosum* было синонимизировано Юзепчуком (1949) с *L. austriacum*, а Ockendon и Walters (1968) приняли *L. euxinum* (= *L. squamulosum*) как подвид *L. austriacum*. Как уже было показано выше, *L. squamulosum* отличается от *L. austriacum* более крупными, одинаковыми (а не разными) по длине слизевыми клетками, округлой (а не прямоугольной) формы, а также более узкими и тонкостенными клетками экзотегмена (табл. III, *2*, *3*). Совокупность анатомических и морфологических различий между *L. austriacum* и *L. squamulosum* дает основание считать последний самостоятельным видом, а не подвидом *L. austriacum*.

Полученные нами анатомические данные не согласуются с отнесением *L. marschallianum* Juz. авторами «Flora Europaea» (Ockendon, Walters, 1968) в синонимы *L. austriacum* subsp. *euxinum* (Juz.) Ockendon. По строению семенной кожуры *L. marschallianum* резко отличается от *L. austriacum* и *L. euxinum* (= *L. squamulosum*), а также от всех других изученных в данной работе видов наличием дополнительного слоя, расположенного между слоем слизевых клеток экзотесты и слоем паренхимных клеток эндотесты (табл. III, *4*), а также формой клеток экзотегмена (см. выше). Приведенные отличительные признаки в сочетании с морфологическими дают все основания считать *L. marschallianum* самостоятельным видом.

Наконец, основываясь на анатомических признаках семенной кожуры *L. komarovii* subsp. *boreale* (Juz.) Egorova (= *L. boreale* Juz.), можно сделать вывод о том, что, вопреки представлениям Ockendon и Walters (1968), этот таксон не обнаруживает тесного родства с *L. perenne*, в который он был включен названными авторами в качестве синонима *L. perenne* subsp. *alpinum* (Jacq.) Ockendon. Согласно полученным нами данным, *L. komarovii* subsp. *boreale* существенно отличается от *L. perenne* формой, размерами и содержимым слизевых клеток экзотесты, а также формой клеток экзотегмена (см. выше). Кроме того, у *L. komarovii* subsp. *boreale* в зрелых семенах все слизевые клетки остаются целыми, их стенки разбухают, но не разрываются, тогда как у остальных изученных видов они разрываются и слизь выходит наружу, покрывая все семя плотным слоем, вследствие чего у этих видов практически не остается ни одной целой клетки.

Таким образом, выявленные нами различия между изученными таксонами рода *Linum* в строении ультраскульптуры поверхности семени и анатомии семенной кожуры являются, на наш взгляд, дополнительным основанием для признания их видовой самостоятельности, позволяют уточнить систематическое положение и осуществить точную идентификацию растений.

Нами не изучались ультраскульптура поверхности семени и анатомия семенной кожуры у *L. extraaxillare* Kit., рассматриваемого авторами «Flora Europaea» (Ockendon, Walters, 1968) как подвид *L. perenne*. *L. extraaxillare*, хорошо обособлен морфологически от *L. perenne* и от всех остальных видов секции *Adenolinum* Восточной Европы благодаря наличию острых или заостренных внутренних чашелистиков, с боковыми жилками, достигающими половины их длины или более (у других видов внутренние чашелистики широко закругленные на верхушке, с боковыми жилками, не доходящими до половины их длины). Подобно ряду авторов (Юзепчук, 1949; Егорова, 1996; Доброчаева, 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), мы считаем, что *L. extraaxillare* следует рассматривать в ранге вида.

В заключение мы приводим номенклатурные абзацы видов с цитированием основных синонимов и типового образца. Географическое распространение приводится по государствам Восточной Европы с указанием их ботанико-географических районов, принятых в сводке «Флора Восточной Европы» (1996).

1. *L. perenne* L., 1753, Sp. Pl.: 277; Planch., 1848, London Journ. Bot. 7 : 173; Юз., 1949, во Фл. СССР 14 : 116; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 208, p. p., quoad subsp. *perenne*; Доброч., 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 218; Егорова, 1996,

во Фл. Вост. Евр. 9 : 354; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб. 10 : 26; Губанов и др., 2003, Илл. Опред. раст. Средн. Росс. 2 : 491, рис. 515. — *L. sibiricum* DC., 1824, Prodr. 1 : 427, nom. illeg.; Грубов, 1982, Опред. высш. раст. Монг.: 175.

Описан из Сибири и Великобритании (окр. Кембриджа) («Habitat in Sibiria et Cantabrigae»). Lectotypus (Светлова, hic designatus): Herb. Linn. N 396.8 (LINN, photo LE!).

В степях, на сухих лугах и остепененных лесных полянах, мелкоземистых и каменистых склонах, меловых и известняковых обнажениях. — *Россия*: Волж.-Дон., Ниж.-Дон., Заволж., Ниж.-Волж. (окр. Енотаевки); *Украина*: Карп.: Черновицкая обл., Днепр., Причерн.; *Молдова*; *Казахстан* (зап. часть, редко). — Общ. распр.: Атл. и Центр. Европа; Средиз.; Россия (Зап. Сиб.: юг; Вост. Сиб.: юг); Ср. Азия (сев.).

Примечание. В качестве лектотипа *L. perenne* нами выбран образец из гербария LINN, на котором имеется пометка Линнея «2 perenne» (цифра 2 соответствует порядковому номеру этого вида в работе Линнея «Species Plantarum»).

2. *L. komarovii* Juz. subsp. *boreale* (Juz.) Egorova, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 354. — *L. boreale* Juz., 1949, во Фл. СССР 14 : 718, 111, таб. VII, рис. 1, 2; Чер., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос.: 593; Пешкова, 1996, во Фл. Сиб. 10 : 25. — *L. perenne* L. var. *boreale* (Juz.) Serg., 1964, в Крыл., Фл. Зап. Сиб. 12, 2 : 3381. — *L. perenne* L. subsp. *alpinum* auct. non (Jacq.) Ockendon: Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 209, p. p., quoad syn. *L. boreale* Juz. — *L. perenne* auct. non L.: М. В. Соколова, 1980, в Аркт. фл. СССР, 8 : 14, p. max. p.

Описан с Северного Урала «e reg. alpina m. Konzhakovski-kamenj a K. Igoschina lectum». Lectotypus (Светлова, hic designatus): «Северная часть Среднего Урала, Конжаковский хр., южный склон хребтика к востоку от прииска Иёва, на мелкоземе между камней, 25 VII 1925, К. Игошина» (LE!, cum isolectotypo).

На скалах, каменистых береговых обрывах, мелкоземистых и щебнистых склонах и россыпях, обычно в местах выхода известняка и близких к нему пород. — *Россия*: Аркт.-Евр. (Полярный Урал), Дв.-Печ. (Приполярный Урал), Волж.-Кам. (Сев. Урал: Конжаковский Камень). — Общ. распр.: Россия (Зап. Сиб.: Сев. Урал и низовья р. Оби).

Примечание. Поскольку типовой материал *L. boreale* представлен двумя дубликатными экземплярами, ни один из которых не обозначен С. В. Юзепчуком как тип, нами в данной работе выбран лектотип.

3. *L. austriacum* L., 1753, Sp. Pl.: 278; Planch., 1848, London Journ. Bot. 7 : 173; Юз., 1949, во Фл. СССР 14 : 123, p. p., excl. syn. *L. squamulosum*; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2: 209, quoad subsp. *austriacum*; Ockendon, 1971, Watsonia 8 : 231; Чернова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 292; Егорова, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 355; она же, 2000, Бот. журн. 85, 7 : 168; Rech. f., 1974, Fl. Iran. 106 : 13, p. p., excl. syn. *L. squamulosum*; Гейдеман, 1986, Опред. высш. раст. Молд. ССР : 339; Доброч., 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 218; Чер., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос.: 593, 594, p. p., excl. syn. *L. squamulosum*; Karlsson, 1997, Svensk Bot. Tidskr. 91, 5 : 333; Mosyakin a. Fedor., 1999, Vasc. Pl. Ukr. Nomencl. checklist: 246. — *L. perenne* auct. non L.: Гроссг., 1932, Фл. Кавк. 3 : 13; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 169; Сахок., 1962, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 6 : 36; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 189.

Описан из Австрии («Habitat in Austria inferiore»). Lectotypus (Светлова, hic designatus): Herb. Linn. N 396.22 (LINN, photo LE!).

На остепненных лугах, каменистых склонах, среди кустарников, в степях. — *Россия*: Волж.-Дон. (юг), Ниж.-Дон., Заволж., Ниж.-Волж.; *Украина*: Карп. (окр. г. Черновцы), Днепр., Причерн., Крым; *Молдова*; *Казахстан* (зап. часть: окр. г. Уральска). — Общ. распр.: Центр. Европа; Средиз.; Кавказ; Малоаз., Иран.

Примечание. P. Davis (1967: 446) во «Flora of Turkey» обозначил, по-видимому, в качестве типа *L. austriacum* экземпляр из гербария LINN под № 396.23. Однако этот экземпляр не может считаться первоначальным материалом, поскольку на нем нет пометок Линнея. В качестве лектотипа *L. austriacum* нами выбран образец из гербария LINN, на котором имеется пометка Линнея «6 austriacum» (цифра 6 соответствует порядковому номеру этого вида в работе Линнея «Species Plantarum»).

На территории Восточной Европы *L. austriacum* представлен типовым подвидом. Другой подвид — *L. austriacum* subsp. *glaucescens* (Boiss.) P. H. Davis встречается на Кавказе, в Турции, Ираке и Иране (Егорова, 2000).

4. *L. squamulosum* Rudolphi, 1809, in Willd., Enum. Pl. Horti Bot. Berol.: 338; DC., 1824, Prodr. 1 : 426, p. p., quoad pl. taur.; Stev., 1856, Bull. Soc. Bot. Moscow, 29, 2 : 324; П. А. Смирн., 1965, Бюл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол. 70, 3 : 100; Егорова, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 354; Mosyakin a. Fedor., 1999, Vasc. Pl. Ukr. Nomencl. checklist: 247. — *L. euxinum* Juz., 1949, во Фл. СССР 14 : 721, 118; Чернова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 293; Доброч., 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 218; Чер., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос.: 593. — *L. austriacum* L. subsp. *euxinum* (Juz.) Ockendon, 1967, Feddes Repert. 74, 1—2 : 21; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 209. — *L. austriacum* auct. non L.: Юз., 1949, во Фл. СССР 14 : 123, p. p., quoad syn. *L. squamulosum*; Rech. f., 1974, Fl. Iran. 106 : 13, p. p., quoad syn. *L. squamulosum*; Чер., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос.: 594, p. p., quoad syn. *L. squamulosum*.

Описан по растениям, выращенным в Германии в Ботаническом саду Грайфсвальда из семян, присланных П. С. Палласом из Крыма. Typus: [sine loco] (B, microfiche N 6215, LE!). Isotypus: «Linum squamulosum m. n. sp. (cfr. descript. in sched.). Ex sem. tauricis (in Chersoneso taurico collectis) et a cl. Pallas sub nom. *Lini Narbonensis* missis. Hort. Gryph. 804» (MW!, photo LE!).

На сухих каменистых и мелкоземистых склонах, в каменистой степи. — *Украина*: Крым (преимущественно степная часть). — Общ. распр.: Россия (Сев. Кавказ: окр. г. Новороссийска).

Примечание. Как отмечает Егорова (1996), принявшая *L. squamulosum* во «Флоре Восточной Европы», с этим видом П. А. Смирнов (1965) отождествил описанный также из Крыма *L. euxinum* Juz. (typus: «Окр. Севастополя, 20—25 VI 1889, Коржинский» — LE!). Основанием для этого послужило изучение обнаруженного им в Гербарии MW (в составе коллекции К. Б. Триниуса) цитированного выше типового образца вида К. А. Рудольфи. На этикетке этого образца отмечено «cfr. descript. in sched.» («сравни описание на этикетке»), но, как заметил Смирнов (1965 : 100), «описания, указанного на ярлычке, при образце нет». При просмотре microfiche (N 6215) образца *L. squamulosum* из гербария C. L. Willdenow в Берлине, в работе которого был описан этот вид, мы установили, что текст с описанием, принадлежащий руке Рудольфи, отсутствующий на московском экземпляре, имеется на берлинском образце, который, несомненно, был послан Рудольфи вместе с описанием Вильденову для публикации вида. Следует отметить, что описание *L. squamulosum*, содержащееся в работе Willdenow, в точности соответствует описанию, имеющемуся на гербарном образце Рудольфи, вследствие чего авторство этого вида было приписано в протологе К. А. Рудольфи. Он должен считаться автором *L. squamulosum* в соответствии с правилами «Международного кодекса ботанической номенклатуры». Егорова (1996) авторство *L. squamulosum* привела как «Rudolphi ex Willd.», поскольку в период написания обработки рода *Linum* у нее не было возможности изучить микрофиши гербария Вильденова и составить правильное представление об авторстве рассматриваемого вида.

Возвращаясь к протологу *L. squamulosum*, укажем, что в нем после слова «Habitat» нет данных о «locus classicus», так как их нет на образце этого вида, присланном Рудольфи Вильденову, но эти данные имеются на московском экземпляре. На нем в качестве сбора семян, из которых в Грайфсвальде были выращены растения, указано: «in Chersoneso taurico». Заметим, кстати, что, согласно И. Х. Дворецкому (1976), «Chersonesus tauricus» — старое название Крыма, а не Севастополя, как полагал

П. А. Смирнов (1965 : 100). В настоящее время, как сообщил нам Г. А. Лазьков, посетивший Ботанический сад в Грайфсвальде в январе 2005 г., типовые образцы *L. squamulosum* там отсутствуют.

Теперь рассмотрим вопрос о том, какую категорию типа следует придавать берлинскому и московскому образцам *L. squamulosum*. На наш взгляд, есть все основания считать типом (голотипом) *L. squamulosum* берлинский экземпляр, снабженный описанием Рудольфи и, несомненно, посланный им Вильденову для публикации в его работе «Enumeratio plantarum horti regii botanici Berolinensis» (Willdenow, 1809). Московский же экземпляр, обозначенный в работе И. А. Губанова (2002) «Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета (MW)» как лектотип, со ссылкой на М. Н. Караваева (1975) следует рассматривать как изотип.

Изучение типовых экземпляров *L. squamulosum*, типа *L. euxinum* Juz., гербарного материала, соответствующего этим образцам, и оригинальных описаний названных растений, а также наблюдения в природе, сделанные во время поездок по Крыму в июне 2004 г. позволяют согласиться с мнением Смирнова (1965) и Егоровой (1996) о том, что *L. squamulosum* и *L. euxinum* — это один вид, для которого приоритетным является название *L. squamulosum*.

Здесь уместно отметить, что Юзепчук (1949 : 123) был не прав, синонимизировав *L. squamulosum* с *L. austriacum*. Оба вида, помимо морфологических различий, обнаруживают, как было показано нами выше, различия по анатомическому строению семенной кожуры.

Нельзя согласиться с мнением авторов «Flora Europaea» (Ockendon, Walters, 1968), которые, рассматривая *L. euxinum* (= *L. squamulosum*) в качестве подвида *L. austriacum*, характеризуют этот подвид извилистыми или оттопыренными цветоножками в стадии отцветания и плодоношения. Изучение гербарного материала показало, однако, что цветоножки у этого вида прямые (заметим, что Юзепчук отличал *L. euxinum* от *L. austriacum* по прямым цветоножкам), и лишь у очень немногих образцов они извилистые (с одной извилиной) или изогнутые, что, впрочем, может быть следствием деформации при гербаризации растений. Не исключено также, что формы с признаками *L. euxinum* (= *L. squamulosum*), но с изогнутыми цветоножками являются гибридами между *L. austriacum* и *L. squamulosum* или переходными формами между ними.

5. *L. marchallianum* Juz., 1949, во Фл. СССР 14 : 721, 120; Чернова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 293; Доброч., 1987, в Опред. высш. раст. Укр.: 218; Чер., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос.: 594; Егорова, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 355; Mosyakin a. Fedor., 1999, Vasc. Pl. Ukr. Nomencl. checklist: 246. — *L. austriacum* L. subsp. *euxinum* auct. non (Juz.) Ockendon: Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 209, p. p., quoad syn. *L. marschallianum*.

Описан из Крыма (гора Роман-Кош) («e declivibus lapidosis m. Roman-Kosh»). Lectotypus (Егорова, 1996 : 355): «Крым, Государственный заповедник близ Алушты, каменистая осыпь Аунда над Гурзуфом, 19 VI 1926, № 56, Н. Троцкий, Г. Поплавская» (LE!).

На каменистых осыпях и скалах. — *Украина*: Крым (горные районы: горы Роман-Кош, Ай-Петри, Чатырдаг, Байдарская яйла, Никитская яйла). — Общ. распр.: эндемик.

Примечание: При указании типа *L. marschallianum* («гора Роман-Кош») Юзепчук (1949) не процитировал типового образца и не обозначил его в гербарии LE, поскольку из названного пункта в LE имеется несколько образцов, собранных разными коллекторами. Егоровой (1996 : 355) в качестве лектотипа был выбран экземпляр, обозначенный в протологе *L. marschallianum* и помеченный автором описания вида (in sched.) как паратип.

Авторами «Flora Europaea» (Ockendon, Walters, 1968) *L. marschallianum* объединяется с *L. austriacum* subsp. *euxinum*, от которого, однако, он отличается более крупными цветками, чашелистиками и коробочками — соответственно 1.5—2 см дл., 4.5—5.7 (6) и 6.5—8 мм дл. (а не 1—1.2 см дл., 3—3.5 (4) и 5.5—6 мм дл.), очень густо расположенными листьями в нижней половине стебля, а также довольно хорошо развитым каудексом. Кроме того, как нами было показано выше, этот вид резко отличается от всех других изученных нами видов *Linum* Восточной Европы по ультраскульптуре поверхности семени и анатомическому строению семенной кожуры.

6. *L. extraaxillare* Kit., 1864, Linnaea, 32 : 573; Юз., 1949, во Фл. СССР 14 : 115; Барбарич, 1977, в Визн. росл. Укр. Карп.: 185; Егорова, 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 355. — *L. perenne* subsp. *extraaxillare* (Kit.) Nyman, 1889, Consp. Fl. Europ., Suppl. 2. 1 : 71; Ockendon a. Walters, 1968, in Fl. Europ. 2 : 209.

Описан из Карпат «E Scepusio...». Typus: BP.

На горных лугах, известняковых склонах и скалах в субальпийском и альпийском поясах. — *Украина*: Карпаты (редко). — Общ. распр.: Центр. (Карпаты) и Юго-Вост. (горы Балканского п-ова) Европа.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю Т. В. Егоровой за большую помощь при проведении исследования и написании данной статьи, О. В. Яковлевой за помощь при освоении метода электронной микроскопии, многочисленные консультации и критический просмотр рукописи при подготовке ее к печати, а также Л. А. Карцевой за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе и Г. А. Лазькову за информацию об отсутствии типовых образцов К. А. Рудольфи по виду *L. squamulosum* в Ботаническом саду г. Грайфсвальда (Германия).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта президента РФ по поддержке ведущих научных школ (проект НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быкова О. П., Яковлева О. В. Слизевые клетки листа некоторых представителей рода *Alcea* L. // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27. Вып. 2. С. 82—90.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета (MW). М., 2002. 213 с.

Дворецкий И. Х. Латинско-русский словарь. М., 1976. 1096 с.

Доброчаева Д. Н. Лен — *Linum* L. // Определитель высших растений Украины. Киев, 1987. С. 216—218.

Егорова Т. В. Сем. *Linaceae* DC. ex S. F. Gray — Льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 346—360.

Егорова Т. В. Таксономический обзор рода *Linum* (*Linaceae*) Флоры Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 164—176.

Караваев М. Н. О коллекции растений члена-корреспондента Российской Академии наук К. А. Рудольфи (1771—1832), обнаруженной в Гербарии Московского университета // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 3. С. 146—153.

Смирнов П. А. Критические заметки о крымских растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 3. С. 95—101.

Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. 455 с.

Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. 449 с.

Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Догузашвили В. А. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Linum* L. сем. *Linaceae* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 5. С. 696—713.

Чернова Н. М. Сем. *Linaceae* — Льновые // Определитель высших растений Крыма. Л., 1972. С. 291—293.

Юзепчук С. В. Сем. Льновые — *Linaceae* Dumort. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 84—146.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Яковлева О. В., Коробков А. А., Бойко Э. В. Строение слизесодержащих клеток в перикарпии семянок некоторых видов *Artemisia* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 1—9.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and testa *Linum usitatissimum L.* // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. N 1. P. 17—32.

Boesewinkel F. D., Bouman F. Семейство *Linaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб., 2000. Т. 6. С. 10—13.

Davis P. H. Flora of Turkey and the East Aegean Island. Edinburgh, 1967. Vol. 2. 581 p.

Mosyakin S. L., Fedoronchuk M. M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev, 1999. 345 p.

Ockendon D. J., Walters S. M. Linum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 206—211.

Willdenow C. L. Enumeratio plantarum horti regii botanici Berolinensis. Berolini, 1809. Part 1. 592 p.

SUMMARY

A taxonomic study has been carried out for 6 species of the genus *Linum* of the section *Adenolinum* (*L. austriacum*, *L. perenne*, *L. komarovii* subsp. *boreale*, *L. squamulosum*, *L. marschallianum* and *L. extraaxillare*) in the flora of East Europe. The lectotypes of *L. austriacum* and *L. perenne* are designated. The categories of the type specimens of *L. squamulosum* and *L. komarovii* subsp. *boreale* are determined. The seed surface ultrasculpture and the seed coat anatomy of all the studied species (except *L. extraaxillare*) was investigated for the first time. The studied species are distinguished by peculiarities of both exotesta mucilage cells and exotegmen cells of the seed coat, as well by seed surface ultrasculpture and by the shape of hilum. Additional characters are revealed to confirm *L. squamulosum* and *L. marschallianum* being separate species, to correct the systematic position of *L. komarovii* subsp. *boreale* and to determine reliably *L. austriacum* and *L. perenne*.

УДК 582.542.2 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 7

© Г. Л. Гусарова

КОНСПЕКТ РОДА *EUPHRASIA* (*SCROPHULARIACEAE*) РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ

G. L. GUSSAROVA. THE CHECK-LIST OF *EUPHRASIA* (*SCROPHULARIACEAE*) OF RUSSIA AND ADJACENT STATES

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: galina gussarova@hotbox.ru
Поступила 18.07.2000
Окончательный вариант получен 10.08.2004

Изложены результаты таксономической ревизии рода *Euphrasia* России и сопредельных государств. Дан конспект рода, включающий 73 вида, из них 69 видов объединены в 16 видов-агрегатов. Представлен ключ для определения видов, указаны основные синонимы, сведения о типах, экологии и географическом распространении. Описаны 2 новые подсекции в пределах секции *Euphrasia*, даны 5 новых комбинаций в ранге подсекции. Описан новый для науки вид *E. wettsteinii*. Обозначены лектотипы 8 видов. Для флоры России впервые приведены: западноевропейский вид *E. campestris*, а также виды-агрегаты: *E. borealis*, *E. jaeschkei*, *E. schlagintweitii*, *E. minima* и *E. subpetiolaris*.

Ключевые слова: *Euphrasia*, *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae*, систематика, распространение, новые таксоны, лектотипы.

Род *Euphrasia* L. (очанка), относящийся к трибе *Rhinantheae* сем. *Scrophulariaceae*, на территории России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) представлен травянистыми однолетними растениями. Виды рода распространены по всей территории бывшего СССР — от арктических тундр до горных степей и высокогорий Центральной Азии и Кавказа. Наиболее характерными для очанок являются луговые, лугово-лесные и лугово-степные местообитания как равнинных, так и горных областей.

Систематика рода *Euphrasia* впервые в наиболее полном объеме была представлена в монографии R. Wettstein (1896); предложенная им концепция мелких видов нашла свое развитие в работах, посвященных изучению этой группы (Chabert, 1902; Pugsley, 1930, 1936; Сергиевская, 1935; Юзепчук, 1955а, б; Smejkal. 1963, 1964; Yeo, 1972, 1978a, b; Цвелёв, 1981; Vitek, 1985; Karlsson, 1986; Иванина, 1991; Гришина, 1996, и др.).

Морфологические признаки, традиционно используемые для разграничения видов *Euphrasia*, являются в большинстве своем количественными характеристиками и в значительной степени подвержены влиянию условий обитания. Таким образом, сложность систематики видов рода закономерна и связана с конвергентным сходством некоторых видов, относящихся к разным морфологическим рядам (в смысле В. Л. Комарова), их экологической пластичностью, наличием промежуточных форм. Существование последних, по мнению E. Jørgensen (1919) и H. Pugsley (1930), объясняется интенсивным видообразованием, включающим процессы географического и сезонного викариата, а также межвидовой гибридизацией. Виды *Euphrasia* являются зелеными паразитами («полупаразитами»), и различия в видах-хозяевах также, по-видимому, могут влиять на морфологическую изменчивость видов *Euphrasia*.

Непрерывный характер изменчивости ряда диагностических признаков *Euphrasia* и перекрывание их значений у разных таксонов служат источником разногласий по поводу их надежности и требуют привлечения количественных методов для изучения и таксономической оценки наблюдаемой изменчивости мерных характеристик.

В критическом изучении особенно нуждаются виды *Euphrasia* территории России и сопредельных государств. Последняя обработка рода *Euphrasia* для этой территории была выполнена С. В. Юзепчуком (1955а) во «Флоре СССР». Она включает 61 вид, из которых 24 были описаны как новые для науки.

Со времени публикации обработки рода *Euphrasia* во «Флоре СССР» вышли и продолжают выходить в свет региональные «Флоры», содержащие обработки видов рода. Но при всей важности таких работ для познания соответствующих флор вопросы систематики группы зачастую выходят за их рамки. В частности, все еще остаются нерешенными проблемы, связанные с типификацией многих таксонов, недостаточно разработана систематика секций и внутрисекционных подразделений. Накопленные за последние десятилетия данные требуют проведения ревизии видового состава и географического распространения видов рода *Euphrasia* изучаемой территории с учетом новых сведений и использованием современных методов систематики.

Приводимый ниже конспект является результатом изучения гербарных образцов и морфометрического изучения видов в естественных условиях их обитания на территории России и сопредельных государств, проведенных автором в 1986—2000 гг. Кроме собственных сборов и анализа литературы, были изучены материалы, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Центрального сибирского ботанического сада, включая гербарий М. Г. Попова (Сибирское отделение РАН, г. Новосибирск, NS и NSK), кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), Томского государственного университета (Гербарий им. П. Н. Крылова, TK), Владивостокского государственного университета и Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA), Института зоологии и ботаники в г. Тарту (TAA), Тартуского университета (TU), Никитского ботанического сада, г. Ялта (YALT), сборы С. С. Ганешина, хранящиеся в МГУ (MW), Кировского Полярно-альпийского ботанического сада (KPABG), Калининградского государственного университета (KLGU), Петрозаводского государственного университета (PZV), а также и Кембриджского университета (CGE), и личной коллекции P. F. Yeo, Музея естественной истории и Университета в Вене (W, WU), Национального музея естественной истории в Париже (P), Гарвардского университета (GH), Королевского ботанического сада в Кью (K), Музея естественной истории в Лондоне (BM) и Гербария Манчестерского музея (MANCH).

На изучаемой территории (бывший СССР) род *Euphrasia*, по нашим данным, представлен 73 видами, относящимися к секциям *Euphrasia* и *Angustifoliae* подрода *Euphrasia*. Из них 69 видов объединяются в 16 видов-агрегатов. Объединение видов в агрегаты основано на их морфологическом сходстве, пространственном или временнóм викариате (сезонный ди- и полиморфизм), а также на отношениях возможного родства. Виды, для которых выдвигается гипотеза гибридного происхождения, рассматриваются отдельно и в агрегаты не включаются. Статус некоторых из ранее выделенных рядов (series) (Pugsley, 1930, 1936; Юзепчук, 1955a; Yeo, 1978a) был повышен до ранга подсекции. В пределах секции *Euphrasia* принимается 8 подсекций. Описан новый для науки вид *E. wettsteinii* Gussarova. Для флоры России впервые приводится *E. campestris* Jord., а также виды-агрегаты: *E. borealis* (Towns.) Wettst., *E. jaeschkei* Wettst., *E. schlagintweitii* Wettst., *E. minima* Jacq. ex DC. и *E. subpetiolaris* Pugsley. Обозначены лектотипы 8 видов.

Для характеристики распространения видов Euphrasia использовалась схема районирования, принятая во «Флоре СССР» (1964), с изменениями (Егорова, 1999).

Euphrasia L.

1753, Sp. Pl.: 604, p. p.; id., 1754, Gen. Pl.; ed. 5 : 263; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 9.

Lectotypus (Britton, Brown, 1913 : 217): *E. officinalis* L. (см. также обсуждение у Barker, 1982).

Subgen. *Euphrasia*. — *Euphrasia* subgen. *Eueuphrasia* Jørg., 1919, Bergens Mus. Aarb., 1916—1917, 5 : 60, p. p. — *E.* sect. *Eueuphrasia* Wettst., 1893, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3b : 100, p. p. — *E.* sect. *Semicalcaratae* (Benth.) Jørg., 1919, Bergens Mus. Aarb., 1916—1917, 5 : 61. — Листья и прицветники цельные, с 1—10 зубцами с каждой стороны. Пыльники волосистые, одно из гнезд пыльников каждой из двух задних тычинок несет при основании более длинное, похожее на шпорец остроконечие. Однолетние виды умеренных областей северного полушария.

Typus: generis lectotypus.

Sect. 1. *Euphrasia*. — *Euphrasia* § *Semicalcaratae* Benth., 1846, in DC., Prodr. 10 : 552, p. p. — *E.* subsect. *Cilliatae* Jørg., 1919, Bergens Mus. Aarb., 1916—1917, 5 : 61. — Листья и прицветники голые, волосистые или железистые, в очертании яйцевидные, округлые до ланцетных, зубчатые, с нерасставленными зубцами. Коробочка длинноресничтатая по краю.

Typus: generis lectotypus.

Subsect. 1. *Euphrasia*. — *Euphrasia* ser. *Grandiflorae* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 69, p. p. — *E.* ser. *Hirtellae* Pugsley, 1930, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 48 : 521. — Растения ветвистые или неветвящиеся. Листья опушены длинными многоклеточными железистыми волосками; верхние стеблевые и прицветные листья округлые до округло-яйцевидных, острозубчатые. Венчик (4) 5—10 (12) мм дл.

Typus: generis lectotypus.

1—4. Aggr. *E. officinalis* L.

1. *E. officinalis* L., 1753, Sp. Pl.: 604. — *E. fennica* Kihlm., 1899, in Mela, Suomen Koulukasvio, ed. 4 : 247; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2486; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 634; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 279. — *E. fennica* subsp. *aestivalis* Ganesch., 1933, в Маевский, Фл. Средн. Росс., изд. 6 : 611. — *E. praerostkoviana* Chitr., 1907, Тр. Бот. муз. АН СССР, 3 : 27, p. p. — *E. rostkoviana* var. *fennica* (Kihlm.) Jalas, 1977, Ann. Bot. Fenn. 14 : 191. — *E. rostkoviana* subsp. *fennica* (Kihlm.) Karlsson, 1982, Växtekologiska Stud., 15 : 42.

Описан без указания места сбора материала. Lectotypus (Yeo, 1978a : 237; Silverside, 1991): Herb. Linn. N 759.2, excl. pl. folia eglandulosa (LINN).

Европ. часть: Кар.-Мурм., Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Сред.-Днепр., Волж.-Дон. — Луга и лесные поляны. — **Общ. распр.:** Сев. Европа (Фенноскандия).

Примечание. Для района «Сред.-Днепр.» вид указывается по данным С. В. Юзепчука (1955a).

2. *E. rostkoviana* Hayne, 1825, Darst, Beschr. Arzn. Gewächse, 9 : tab. 7; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 183; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 632; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk., 6 : 758; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 279. — *E. officinalis* L. subsp. *rostkoviana* (Hayne) F. Towns., 1884, Journ. Bot. (London), 22 : 165.

Описан из Центр. Европы («Wächst in ganz Deutschland — wahrscheinlich auch in andern Ländern Europens — auf Wiesen und Triften»). Lectotypus (Gussarova, hic designatus): [Ic] Hayne, 1825, l. c.: tab. 7.

Европ. часть: Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Карп., Сред.-Днепр., Волж.-Дон. **Кавк.:** Зап. и Центр. Закавк. — Луга, опушки лиственных лесов. — **Общ. распр.:** вся Европа; Зап. Азия (Турция).

Примечание. При описании этого вида гербарные экземпляры не были процитированы. К первоначальному материалу помимо рисунка также относятся сборы F. Rostkovius из окрестностей Stettin (ныне Szczecin, Польша), а также сборы F. G. Hayne из различных мест. Местонахождение этих гербарных образцов нам не известно. Юзепчук (1955a : 633) указывает в качестве типа этого вида, следуя, по-видимому, Wettstein (1896 : 183, 189), экземпляр из Ашерслебен, собранный Hayne и хранящийся в Праге. В коллекции Венского университета имеется гербарный образец с пометкой: Das ist offenbar dasjenige der «*sp. originalia*» das Wettst. (1896) zitiert: Aschersleben Hayne, HUP (Herbarium der deutschen Un. Prag.). Auss dem Nachlass von R. v. Wettst. (WU!), который, по нашему мнению, и имел в виду Юзепчук. На листе имеется лишь обломок растения без цветков; опушение, характерное для данного вида, выражено хорошо.

Для Кавказа вид указывается по данным Yeo (1976, 1978b).

3. *E. montana* Jord., 1851, Mém. Acad. Nat. Lyon, 1 : 343; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 194; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 633; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 279. — *E. rostkoviana* subsp. *montana* (Jord.) Wettst., 1901, Denkschr. Österr. Akad. Wiss. (Math. — Naturw.), 70 : 319. — *E. rostkoviana* subvar. *montana* (Jord.) Hartl, 1972, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., 2, Aufl. 6 (1, 5) : 349. — *E. rostkoviana* subsp. *monticola* Silverside, 1991, Watsonia, 18 : 347.

Описан из Франции (окр. Лиона) («in pascuis subalpinis montium vivariensium et montis Pilat, prope Lyon, ubi frequentem legi»). Типовой материал в Гербарии Jordan (G).

Европ. часть: Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Карп., Сред.-Днепр., Волж.-Дон. — Горные и равнинные луга, пастбища. — **Общ. распр.:** Сев. (юг), Атл. и Центр. Европа.

4. *E. campestris* Jord., 1852, Pugill. Pl. Nov. Praesert. Gall.: 131. — *E. rostkoviana* subsp. *campestris* (Jord.) P. Fourn., 1937, Quatr. Fl. Fr. 785; Yeo, 1978, Bot. Journ. Linn. Soc., 77 : 241. — *E. rostkoviana* auct. non Hayne: Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 632, p. p. et auct. plur. — *E. fennica* auct. non Kihlm.: Юз., 1955, цит. соч.: 634, p. p. et auct. plur.

Описан из Франции (окр. Лиона) («In siccis et ericetis ad oras sylvarum, circa Lyon, ubi frequentem legi. Fl. sept.—oct.»). Lectotypus (Gussarova, hic designatus): «Lyon, IX 1852, Martin et Jordan» (P!).

Европ. часть: Дв.-Печ., Лад.-Ильм. (окр. г. Луга). — Сухие луга, выходы карбонатных пород, супесчаные почвы по берегам рек и озер. — **Общ. распр.:** Сев. (юг), Атл. и Центр. Европа.

Примечание. Морфологически хорошо отличимый от *E. rostkoviana* и *E. officinalis* (большее число укороченных вегетативных междоузлий (более 12), часто интенсивно ветвящийся прямой, тонкий стебель, мелкие (менее 7 (9) мм дл.) прицветные листья с острыми зубцами) вид. Возможно, является результатом интрогрессивной гибридизации *E. officinalis* или *E. rostkoviana* с тетраплоидными видами (*E. stricta*, *E. nemorosa* или *E. parviflora*).

5—9. Aggr. *E. hirtella* Jord. ex Reut.

5. *E. hirtella* Jord. ex Reut., 1856, Compt. Rend. Soc. Hallér. 4 : 120; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 175; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2434; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 317; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 635; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk., 6 : 758; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 280; Иванина, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 363; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 56. — *E. tatarica* Ledeb., 1830, Fl. Alt. 2 : 432, non Fisch., 1825. — *E. officinalis* α. *latifolia* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p. — *E. officinalis* δ. *hirtella* Kryl., 1904, Fl. Alt. 4 : 956. — *E. hirtella* subsp. *aestivalis* Ganesch., 1933, в Маевский, Фл. Средн. Росс., изд. 6 : 611. — *E. kurdica* Kem.-Nath., 1957, во Фл. Азерб. 7 : 525, descr. ross. — *E. lepida* Stank., 1949, в Станк. и Талиев, Опред. высш. раст. европ. части СССР: 812, non Chab., 1902.

Описан из Пеннинских Альп (Италия). Lectotypus (Vitek, 1985 : 232): «Inter Rhododendrons près des glaciers [glacières] du Mt. Rose au found [fond] de la vallée de Macugnaga», 14 VIII 1853, Reuter (G).

Европ. часть: Дв.-Печ., Лад-.Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Волж.-Дон., Заволж.; **Кавк.:** все районы, кроме Тал.; **Зап.** и **Вост. Сиб.:** (кроме Аркт.); **Дальн. Вост.:** Зее-Бур. (заносн.); **Средн. Азия:** Дж.-Тарб. — Равнинные и высокогорные луга, лесные опушки, каменистые и песчаные склоны. — **Общ. распр.:** Атл., Центр. и Южн. Европа, Зап. Азия (Турция, Иран), Центр. Азия.

Примечание. По сообщению P. F. Yeo (1976), *E. kurdica* Kem.-Nath., l. c. представлена в коллекции TBI, кроме типового образца, еще одним гербарным листом. Однако указанные Л. М. Кемулариа-Натадзе отличительные признаки Yeo не обнаружил, что послужило ему основанием рассматривать эти образцы как «компактные» растения *E. hirtella.* Из-за отсутствия у нас каких-либо материалов по *E. kurdica* мы следуем мнению Yeo (1976) о систематическом положении этого вида.

6. *E. onegensis* Cajander, 1901, Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn. 27 : 101; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2486; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 635; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 279; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 60. — *E. fennica* subsp. *praecox* Ganesch., 1933, в Маевский, Фл. Средн. Росс., изд. 6 : 611. — *E. hirtella* subsp. *onegensis* (Cajander) Hiit., 1933, Suom. Kasvio: 640. — *E. rostkoviana* var. *onegensis* (Cajander) Jalas, 1977, Ann. Bot. Fenn. 14 (4) : 192.

Описан из Карелии, Архангельской обл. и Финляндии. Lectotypus (Jalas. Kukkonen, 1973 : 38): «Rossia borealis, regio pratorum, in prato inundato fl. Onega ad pag. Priluk, 12 VII 1899. A. K. Cajander, J. I. Lindroth» (H).

Европ. часть: Кар.-Мурм., Дв.-Печ., Лад.-Ильм.; **Зап. Сиб.:** Обск. — По лугам и берегам рек. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. С. В. Юзепчук (1955а) отмечает, что *E. onegensis* является слабо обособленной расой *E. officinalis*, однако изучение имеющегося материала (LE), а также фотографии лектотипа (Jalas, Kukkonen, 1973) свидетельствуют о близости этого вида к *E. hirtella*, о чем уже сообщали, в частности, Н. Н. Цвелёв (1981) и T. Karlsson (1982). Karlsson (1982) относит все ранее отмеченные находки этого вида с территории Финляндии к *E. officinalis*. Таким образом, вид *E. onegensis* известен в настоящее время только с территории России.

Для Зап. Сибири указывается по данным Е. И. Гришиной (1996).

7. *E. krylovii* Serg., 1935, Тр. Биол. НИИ Томск. гос. ун-та. 1 : 90; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 58. — *E. hirtella* auct. non Jord.: Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 635, p. p.

Описан с Алтая. Lectotypus (Положий, Балашова, 1989 : 31): «Алтай, окр. Телецкого оз. на вершине горы против уст. р. Бедуе прит. Абакана 21 VII—4 VIII 1909. В. Хворов» (TK!).

Зап. Сиб.: Ирт. (Кузнецкий Алатау), Алт.; **Вост. Сиб.:** Анг.-Саян. (Тува), Даур. (южн. Бурятия). — Горные леса, луга, берега рек. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. В просмотренном типовом материале (TK!) имеются переходы не только между *E. hirtella* и *E. krylovii*, но и между *E. krylovii* и *E. syreitschikovii.*

8. *E. sosnowskyi* Kem.-Nath., 1956, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 19 : 27; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 637, descr. ross. — *E. carthalinica* Kem.-Nath., 1956, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 19 : 25.

Описан из Центр. Закавказья (Грузия). Holotypus: «ГССР, Картли. Бакуриани, 25 VII 1913. Д. Сосновский» (TBI).

Кавк: Центр. Закавк. (окр. Бакуриани). — От среднего горного до альпийского пояса, на лугах и по ущельям, по болотистым местам. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. P. F. Yeo (1976 : 10—11) рассматривает этот вид как локальную форму *E. hirtella*, характеризующуюся более слабым опушением, более крупными размерами прицветных листьев, удлиненными нижними и укороченными в соцветии междоузлиями, а также широкими коробочками. С. В. Юзепчук (1955а) связывает происхождение этого вида с гибридизацией между *E. georgica* (по-видимому, тетраплоидного вида) и *E. hirtella.*

Оригинальных образцов *E. carthalinica* Kem.-Nath., l. c. мы не видели, поэтому нами принята точка зрения Юзепчука (1955а) на систематическое положение этого вида.

9. *E. bakurianica* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 374. — *E. oligadena* Juz., 1932, in sched.; id., 1955, во Фл. СССР, 22 : 638, nom. nud., pro syn.

Описан из Центр. Закавказья (Грузия). Holotypus: «Грузия, окрестности пос. Бакуриани в долине р. Кции, 9 VII 1928. В. Козловский» (TBI).

Кавк.: Центр. Закавк. (долина р. Кции). — Альпийские луга. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. По мнению С. В. Юзепчука (1955а), этот вид, возможно, является результатом гибридизации между *E. hirtella* и *E. grossheimii.*

Subsect. 2. *Brevipilae* (Pugsley) Gussarova comb. et stat. nov. — *E.* ser. *Brevipilae* Pugsley, 1930, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 48 : 515; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 582. — *E.* ser. *Pectinatae* Pugsley, 1936, Journ. Bot. (London), 74 : 286; Юз., 1955, цит.

соч., 22 : 568. — Растения с ветвистым или простым стеблем. Прицветные листья снизу гладкие, иногда морщинисто-складчатые, с примесью щетинок, иногда с сидячими железками и железистыми волосками на коротких 1—2 клеточных ножках; зубцы заостренные, остистые. Венчик 6—12 мм дл.; нижняя губа, превышающая длину верхней. Коробочка на верхушке выемчатая.

Typus: *E. brevipila* Burnat et Gremli.

10—22. Aggr. *E. pectinata* Tenore.

10. *E. maximowiczii* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 87; Юз, 1955, во Фл. СССР, 22 : 568; Иванина, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 360; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 60.

Описан из Японии. Lectotypus (Попова, 2003 : 234): «Nippon, prov. Senano. 1864 [fl.] Tschonoski» (cum icon. Maximowicz, teste Wettstein) (LE! isolectotypi P!, GHW!).

Вост. Сиб.: Даур. (Читинская обл.); **Дальн. Вост.:** Камч., Удск., Зее-Бур., Уссур., Сах., Кур. — Луга, лесные опушки, заросли кустарников, поймы рек, приморские галечники. — **Общ. распр.:** Центр. и Вост. (Япония). Азия.

Примечание. От близкого вида *E. tatarica* этот вид отличается более мелкими прицветными листьями и более короткими боковыми побегами, расположенными обыкновенно в средней части стебля.

11. *E. ussuriensis* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 368; id., 1955, во Фл. СССР, 22 : 569; Иванина, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 360.

Описан с Дальнего Востока (Приморский край). Holotypus: «Regio Ussuriensis, sinus Nachtachu, in declivibus siccis sat frequens, 18 VII 1911, fl., fr., N 1711, N. Desoulavy» (LE!).

Дальн. Вост.: Уссур., Камч. (?заносн.). — Остепненные склоны. — **Общ. распр.:** эндемик.

12. *E. tatarica* Fisch. ex Spreng., 1825, Syst. Veg., ed 16, 2 : 777; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 88; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2478; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 317; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 570. — *E. officinalis* α. *latifolia* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, l. c. 263, p. p. — *E. officinalis* auct. non L.: Ledeb., 1830, Fl. Alt. 2 : 422, p. p. — *E. pectinata* auct. non Tenore: Yeo, 1972, Fl. Europ. 3 : 263, p. p. auct. plur.

Описан с юго-востока России (Саратовская обл.). Lectotypus (Gussarova, hic designatus): «Desertum tataricum, Fischer» (LE!, isolectotypi W!).

Европ. часть: Волж.-Кам., Сред.-Днепр., Волж.-Дон., Заволж., Молд., Причерн., Нижн.-Дон., Нижн.-Волж., Крым.; **Кавк.:** Б. Кавк. (Дагестан), Вост. и Южн. Закавк. **Зап. Сиб.:** Обск., Верхн.-Тоб., Ирт., Алт.; **Вост. Сиб.:** Лен.-Кол. (Прибайкалье), Анг.-Саян., Даур. **Дальн. Вост.:** Охот., Удск., Уссур. **Средн. Азия:** Арало-Касп., Горн.-Турки., Тянь-Шан., Пам.-Ал. — Степи, сухие луга и поляны, опушки лесов. — **Общ. распр.:** Центр. и Южн. Европа; Зап., Центр. и Вост. (Япония) Азия.

Примечание. В результате изучения доступного нам типового материала по *E. tatarica* и *E. pectinata* были выявлены различия по комплексу признаков, характеризующие так называемые «сезонные викариаты». Типовые образцы *E. tatarica*, происходящие из окрестностей Саратова, имеют 8—9 узлов до соцветия, в то время как горная *E. pectinata* переходит к цветению уже со 2—3 узла. Для *E. tatarica* также характерны развитие боковых побегов и более, чем у *E. pectinata*, заостренные до остистых зубцы прицветных листьев. Отнесение *E. tatarica* к синонимам *E. pectinata*, как это принято (Yeo, 1972, 1978a, и др.), аргументируется тем, что отличия между этими видами сводятся к единственному признаку (интенсивность опушения прицветных листьев), который характеризуется значительной внутривидовой изменчивостью. При этом не учитываются вышеуказанные отличия структуры побегов и формы зубцов прицветных листьев.

13. *E. karataviensis* Govor. ex Karmysch., 1964, Бот. мат. (Алма-Ата), 2 : 38.

Описан из Средней Азии. Holotypus: «Горы Машат-тау, северный луговой склон под вершиной против станции Тюлькубас, 16 VIII 1937. Leg. Н. В. Павлов» (AA).

Средн. Азия: Тянь-Шан. — Степные склоны, сухие нагорные луга гор Каратау и Западного Тянь-Шаня. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. В протологе указывается на близость *E. karataviensis* к *E. tatarica*. Материалов по этому виду мы не обнаружили.

14. *E. syreitschikovii* Govor. ex Pavlov, 1929, Бюл. Моск. общ-ва исп. прир., отд. биол. 38, 1—2 : 126; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2477; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 574; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 62. — *E. pectinataeformis* Kryl. et Serg., 1935, Тр. Биол. НИИ Томск. гос. ун-та 1 : 74. — *E. schischkinii* Serg., 1935, Тр. Биол. НИИ Томск. гос. ун-та 1 : 76. — *E. syreitschikovii* var. *pectinataeformis* (Kryl. et Serg.) Ivanina, 1970, в Раст. Центр. Азии, 5 : 145.

Описан из Сев. Монголии. Holotypus: «Hab. in Mongolia, montes Changaj, in pratis humidis ad trajec tum Chalzan-daba prope Zain-Gegen 3 VIII 1926. N. V. Pavlov. N 1086» (MW, isotypus LE!).

Зап. Сиб.: Алт. **Вост. Сиб.:** Лен.-Кол.; Анг.-Саян., Даур. (Гришина, 1996). **Средн. Азия:** Дж.-Тарб. (Южный Алтай). — Солонцеватые и сыроватые луга, горные степи, каменистые россыпи, галечники по берегам горных речек. — **Общ. распр.:** Центр. Азия (Монголия).

Примечание. Для Вост. Сибири вид приводится по данным Е. И. Гришиной (1996).

15. *E. altaica* Serg., 1935, Тр. Биол. НИИ Томск. гос. ун-та 1 : 90; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2481; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 611; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 275; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 56. — *E. altaica* subsp. *glabra* Kuvajev, 1975, Бот. журн. 60, 4 : 508.

Описан из Зап. Сибири (Алтайский край). Lectotypus (Положий, Балашова, 1989 : 31): «Алтай, окр. Телецкого оз. на вершине горы против устья р. Бедуе прит. Абакана 21 VII—4 VIII 1909, В. Хворов» (TK!).

Европ. часть: Волж.-Кам. (Средн. Урал), Заволж. (Южн. Урал). **Зап. Сиб.:** Алт. **Вост. Сиб.:** Лен.-Кол., Анг.-Саян., Даур. **Средн. Азия:** ?Дж.-Тарб. — Горные луга, альпийские тундры, щебнистые склоны. — **Общ. распр.:** Центр. Азия (Монголия).

Примечание. Для районов «Лен.-Кол. и Даур» вид приводится по данным Е. И. Гришиной (1996).

16. *E. putoranica* Vodop., 1976, во Фл. Путорана: 84. — *E. frigida* auct. non Pugsley: Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 56, p. p. (quoad syn. *E. putoranica*).

Описан из Вост. Сибири. Holotypus: «Regio Krasnoyarsk, planities excelsa Putorana, prope lacos Haya Kuyel. 9 VIII 1972. S. Andrulaytis, Z. Malisheva. N 1159» (IRK, isotypus LE!).

Вост. Сиб.: Лен.-Кол. (сев.-вост. часть плато Путорана, окр. оз. Хая-Кюель). — Подгольцовый и гольцовый пояс. — **Общ. распр.:** эндемик.

17. *E. imbricans* Vodop., 1977, Бот. журн. 62, 8 : 1168. — *E. pectinata* auct. non Tenore: Гришина, 1996, Фл. Сиб., 12 : 60, p. p. (quoad syn. *E. imbricans*).

Описан из Вост. Сибири. Holotypus: «Regio Irkutensis, distr. Olchonskij, pag. Onguren, ad declive boreale stepposum. 28 VIII 1966. G. Peshkova, N. Vodopianova». (IRK, isotypus LE!).

Вост. Сиб.: Анг.-Саян. (западное побережье оз. Байкал). — Степные склоны. — **Общ. распр.:** эндемик.

18. *E. irenae* Juz., 1955, Бот. Мат. (Ленинград), 17 : 361—362; он же, 1955, во Фл. СССР, 22 : 575; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 276. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p. — *E. liburnica* auct. non Wettst.: Yeo, 1972, in Fl. Europ. 3 : 263.

Описан из Крыма. Holotypus: «Tauria, in Reservato Publico, in prato ad jailam montis Tschatyr-Dagh haud procul a praedio Suat. 26 VII 1952, fl., fr., S. Juzepczuk, I. Vysokoostrovskaya» (LE!).

Европ. часть: Крым. — Горные луга и каменистые склоны яйл. — **Общ. распр.:** эндемик.

19. *E. macrocalyx* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 359—360.

Описан из Средней Азии. Holotypus: «Alatau Kirghizicus, in prato ad fl. Kenkol in regione Sabinae pumilae in pratulo ad fl. Tschatschke, 20 VII 1930, fl., N 226, M. Iljin» (LE!).

Средн. Азия: Тянь-Шан. (зап.). — Приречные лужайки в зоне стланиковой арчи. — **Общ. распр.:** эндемик.

20. *E. pectinata* Tenore, 1811, Prodr. Fl. Napol., 1 : 36; id., 1830, Syll., 4 : 86; id., 1835, l. c., 5 : 32; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 82; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 317; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 577; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk., 6 : 759, p. p.; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 276, p. p.; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 60, p. p. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p. — *E. townsendiana* Freyn ex Wettst., 1893, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3b : 101; Wettst., 1896, l. c.: 83; Юз., 1955, цит. соч. 22 : 578. — *E. bicknelii* Wettst., 1896, in Bicknell Fl. Bordighera a. San Remo, App. 1 : 325. — *E. tatarica* subsp. *bicknellii* (Wettst.) Hayek, 1918, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 6, 1 : 86. — *E. oraeaustralis* Juz., 1955, в Списке раст. Герб. фл. СССР, 13 : 93. Syntypii: Herbarium Neapolitanum, M. Tenore (NAP).

Описан из Италии («In saxosis apricis Campaniae: Colline di Formicola; Aprutii: M. di Pizzoli, Majella, Grotta Caprara»).

Европ. часть: Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Карп., Сред.-Днепр., Волж.-Дон., Заволж., Молд., Причерн., Нижн.-Дон., Нижн.-Волж., Крым. **Кавк.:** Предкавк., Б. Кавк., Вост. и Южн. Закавк. **Зап. Сиб.:** Обск., Верх.-Тоб., Ирт., Алт. **Вост. Сиб.:** Лен.-Кол., Анг.-Саян., Даур. **Средн. Азия:** Пам.-Ал. — Открытые каменистые и остепненные склоны, равнинные и горные луга, лесные опушки. — **Общ. распр.:** Центр. и Южн. Европа, Зап. Азия.

21. *E. georgica* Kem.-Nath., 1956, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 19 : 24; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 577. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p.

Описан с Кавказа. Holotypus: «Georgia, pag. Gombori, 12 VIII 1913, M. Timofejev» (TBI).

Кавк.: Предкавк., Б. Кавк., Центр. и Южн. Закавк. — О среднего до верхнего пояса гор, на открытых, сухих склонах. — **Общ. распр.:** эндемик.

22. *E. jacutica* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 360; id., 1955, во Фл. СССР, 22 : 579; Иванина, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 360; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 58. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p.

Описан из Вост. Сибири. Holotypus: «In regione Jakutsk, fl. Amga (affluens fl. Aldan). Chajar-Tshas, 24 VII 1902, [fl., fr.], P. Olenin» (LE!).

Вост. Сиб.: Лен.-Кол. **Дальн. Вост.:** Охот., Удск., Зее-Бур. — По берегам рек, в лесах и на лугах. — **Общ. распр.:** эндемик.

23—25. Aggr. *E. borealis* (Towns.) Wettst.

23. *E. hyperborea* Jørg., 1919, Bergens Mus. Aarb., 1916—1917, 5 : 255; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 591; Цвел., 1980, в Аркт. фл. СССР, 5 : 289, p. p.; он же, 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 277, p. p.; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 58, p. p.

Описан из Норвегии. Lectotypus (Yeo, 1978a : 275): «Tromsø, Langenes, 24 VIII 1908, Jørgensen» (BG).

Европ. часть: Аркт., Кар.-Мурм. **Зап. Сиб.:** Аркт. — По сырым лугам, березнякам. — **Общ. распр.:** Сев. Европа (Норвегия, Швеция).

Примечание. Типовых образцов этого вида мы не видели, поэтому следуем мнению С. В. Юзепчука (1955а) о положении этого вида в системе.

24. *E. saamica* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 365—366. — *E. latifolia* auct. non Pursh.: Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 83, p. p. — *E. hyperborea* auct. non Jørg.: Цвел., 1980, в Аркт. фл. СССР, 5 : 289, p. p.; он же, 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 277, et auct. plur.

Описан из России (Мурманская обл.). Holotypus: «Peninsula Kolaensis, montes Chibiny haud procul a p. Apatitovaja gora, in piceeto in via a Horto Botanico Polari ad morenam montis Kukisvumtshorr; unacum muscis, Myrtillo nigra, Empetro Hermaphrodito, 7 VIII 1953, fl., fr., imm. S. Juzepczuk» (LE).

Европ. часть: Кар.-Мурм. — Лужайки, поляны березово-елового редколесья. — **Общ. распр.:** эндемик.

25. *E. subpolaris* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 366; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 593. — *E. latifolia* auct. non Pursh.: Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 83, p. p. — *E. hyperborea* auct. non Jørg.: Цвел., 1980, в Аркт. Фл. СССР, 5 : 289, p. p.; он же, 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 277 et auct. plur.

Описан из Вост. Сибири (Якутия). Lectotypus (Tzvelev, 1979, in sched.; Gussarova, hic designatus): «ad fl. Lenam inferiorem, prope Lutej-Komo, 18 VII 1875, fl., fr., Czekanowski» (LE!).

Вост. Сиб.: Аркт., Лен.-Кол. **Дальн. Вост.:** Аркт., Камч., Охот., Удск. — Берега и долины рек, склоны речных террас. — **Общ. распр.:** эндемик.

26—27. Aggr. *E. stricta* D. Wolff ex J. F. Lehm.

26. *E. stricta* D. Wolff ex J. F. Lehm., 1809, Prim. Fl. Herbip.: 43; Yeo, 1972, in Fl. Europ. 3 : 263, p. p.; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 276; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 61, p. p. — *E. stricta* Host., 1831, Fl. Austr. 2 : 185; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 93. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p. — *E. condensata* Jord., 1852, Pugill. Pl. Nov. Praesert. Gall.: 135; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 579. — *E. ericetorum* Jord., 1857 in Boreau, Fl. Centr. Fr., ed. 3, 2 : 494.

Описан из южной Германии («In nemoris ad Wellriether-Hof»). Типовой гербарий не найден. Лектотип не обозначен.

Европ. часть: Дв.-Печ. (окр. Вельска), Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Карп., Сред.-Днепр., Волж.-Дон., Заволж., Молд., Причерн., Ниж.-Дон., Ниж.-Волж. **Зап. Сиб.:** Верх.-Тоб. — По лугам, пастбищам, кустарникам, особенно на сухих и известковых почвах. — **Общ. распр.:** Европа, за исключением крайнего севера и юга, от южной Фенноскандии и до северной Испании, Италии и севера Балканского п-ова.

Примечание. Yeo (1972, 1978a) включает в этот вид также *E. brevipila*, не придавая значения наличию железистого опушения у *E. brevipila* и отсутствию такового у *E. stricta*. Однако он отмечает (Yeo, 1978a : 275), что железисто опушенная раса более часто встречается на территории Фенноскандии, Прибалтики и в горах Южной Европы. Кроме того, в Альпах (Vitek, 1994, личн. сообщ.) *E. brevipila* занимает высокогорные (собственно альпийские — выше 2000 м) местообитания, в то время как для *E. stricta* характерны открытые, луговые местообитания, но в пределах лесного пояса. Таким образом, не только различие в опушении, но и географическая, и экологическая дифференциация свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности *E. brevipila.*

27. *E. suecica* Murb. et Wettst., 1896, in Wettst., Monogr. Gatt. Euphr.: 297, 106—107, 293; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 278. — *E. arctica* subsp. *tenuis* (Brenn.) Yeo, 1971, Bot. Journ. Linn. Soc., 64, 4 : 357, p. p.; id., in Fl. Europ. 3 : 261.

Описан из Швеции, Германии, Венгрии, Эстонии. Syntypi: «Herb. Norm. ed. ab I. Dörfler. N 3355. Suecia. Scania. Ad „Kungsmarken" prope „Lund" VI—VII 1895. Leg. Sv. Murbeck. Det. R. v. Wettstein» (LE!, P!, W!); «Sweden, Skåne, Kjeflinge. Leg. Murbeck» (P!); «Goltand. Leg. Murbeck» (WU!), сборы S. Murbeck, F. E. Ahlfvengren и E. L. Ljungstrцm из южной Швеции (W!, LD, ?B), сборы K. Haussknecht из Германии; C. Richter «Pontafel, Juni 1889»; J. Freyn «Rakos bei Pest auf Flugsand, 15 Juni 1873»; C. Winkler из Эстонии («Insel Dagö»).

Европ. часть: Прибалт. (Эстония), Верх.-Днепр. (Белоруссия: города Новогрудок и Слуцк). — Луга, болота, часто приморские. — **Общ. распр.:** Сев. (юг) и Центр. Европа.

28. *E.* × *reuteri* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 284; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 581; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 277. — *E. stricta* var. *pilifera* Kihlm., 1896, Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. 13, 5 : 8 (*E. stricta* D. Wolff ex J. F. Lehm. × *E. parviflora* Schag.).

Описан из Швеции, Финляндии, Эстонии, Прибалтийских областей Германии и Польши. Lectotypus (Jalas, Kukkonen, 1973 : 39): Fl. Finl. exs. N 348, sub *E. stricta* Host. var. *pilifera*, «Nylandia, Esbo, Hemtans in silvaticis fundo argillaceo», 21 VIII 1895, A. O. Kihlman (H, isolectotypi H, KUO, W!).

Европ. часть: Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж. — Луга, лесные опушки. — **Общ. распр.:** Сев. (юг), Центр. (сев.) Европа.

29—32. Aggr. *E. vernalis* List.

29. *E. vernalis* List, 1837, Jahresb. Kön. Gymn. Tilsit, 1837 : 5; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 278; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 62. — *E. officinalis* var. *tenuis* Brenner, 1886, Fl. Handb. Finl.: 145. — *E. tenuis* (Brenner) Wettst., 1893 in Engl. u. Prantl. Nat. Pflanzenfam. 4, 3b : 101, quoad nom.; id., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 114; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2483; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 587. — *E. brevipila* subsp. *tenuis* (Brenner) Wettst., 1896, Österr. Bot. Zeitschr. 46 : 385. — *E. brevipila* subsp. *praecox* Ganesch., 1933, в Маевский, Фл. Средн. Росс., изд. 6 : 610. — *E. arctica* subsp. *tenuis* (Brenner) Yeo, 1971, Bot. Journ. Linn. Soc., 64, 4 : 357, p. p.; id., Fl. Europ. 3 : 261. — *E. stricta* var. *tenuis* (Brenner) Jalas, 1977, Acta Bot. Fenn. 14, 4 : 192.

Описан из Вост. Пруссии (ныне Калининградская обл.): «Haec plante, quae flores sub medio Majo edit, in pratis humidisculus, solo limoso prope Plenlaugken, quod praedium quatuor lapides a Tilsa, haud procul a via, quae ad urbem Gumbinnen fert». Лектотип не обозначен. Типовой гербарий не найден (Schwartz, 1949; Yeo, 1978a).

Европ. часть: Кар.-Мурм., Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Карп., Сред.-Днепр., Волж.-Дон., Заволж. **Зап. Сиб.:** Обск., Ирт. — Луга, лесные поляны. — **Общ. распр.:** Сев. (юг) и Центр. (сев.-вост.) Европа.

30. *E. sibirica* Serg., 1935, Тр. Биол. НИИ Томск. гос. ун-та, 1 : 76; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2478; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 574. — *E. stricta* auct. non D. Wolff ex J. F. Lehm.: Гришина, 1996, Фл. Сиб., 12 : 61, p. p.

Описан из Зап. Сибири (Томская обл.). Lectotypus (Положий и Балашова, 1989 : 31—32): «Западная Сибирь, Нарымский край — около с. Молчанова на Оби, лесной луг», 12 VIII 1904. Н. П. Крылов. (TK!).

Зап. Сиб.: Обск., Ирт. — Березовые, смешанные, сосновые леса, лесные луга. — **Общ. распр.:** эндемик.

31. *E. brevipila* Burnat et Gremli, 1885, in Gremli, Excurs. Fl. Schweiz., ed. 5 : 329; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 109; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 582; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 277. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p. — *E. officinalis* ε. *brevipila* Kryl., 1904, Fl. Alt. 4 : 956. — *E. praebrevipila* Chitr., 1907, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 3 : 27; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2483. — *E. brevipila* subsp. *aestivalis* et subsp. *serotina* Ganesch., 1933, в Маевский, Фл. Средн. Росс., изд. 6 : 610. — *E. stricta* auct. non D. Wolff ex J. F. Lehm.: Yeo, 1972, Fl. Europ. 3 : 263, p. p.

Описан из Швейцарии. Lectotypus (Sell, Yeo, 1978 : 273): «Sur Obergestelen, Haut-Valais, 10 VIII 1878, Favrat» (ZT! isolectotypus WU!).

Европ. часть: Кар.-Мурм., Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Карп., Сред.-Днепр., Волж.-Дон., Заволж., Молд. **Зап. Сиб.:** Обск., Верх.-Тоб., Ирт., Алт. **Вост. Сиб.:** Анг.-Саян., Лен.-Кол., Даур. — Опушки лесов, луга, как равнинных, так и горных районов. — **Общ. распр.:** Сев., Атл. и Центр. Европа.

32. *E.* × *murbeckii* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 288; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 586; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 277 (*E. brevipila* Burnat et Gremli × *E. parviflora* Schag.).

Описан с юга Швеции и Финляндии. Lectotypus (Gussarova, hic designatus): «Yddingesjon (Skåne)» 29 VIII 1895, Murbeck. Det. Wettstein (WU!).

Примечание. Встречается в пределах распространения родительских видов, иногда количественно преобладает над ними.

33—34. Aggr. *E. caucasica* Juz.

33. *E. caucasica* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 360; он же, 1955, во Фл. СССР, 22 : 587. — *E. regelii* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 81, p. p. — *E. officinalis* β. *vulgaris* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263, p. p.

Описан с Кавказа (Юго-Осетия). Holotypus: «Ossia Australis, in valle fl. Liakhva, inter pagos. Khutse et Vanel, in prato ad viam, 18 VIII 1823, fl., fr., N 316, S. Juzepczuk» (LE!).

Кавк.: ?Предкавк., Б. Кавк. (Дагестан), Зап. Закавк., ?Вост. Закавк. — Горные луга, каменистые склоны, кустарниковые заросли. — **Общ. распр.:** эндемик.

34. *E. svanica* Kem.-Nath., 1956, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 19 : 28.

Описан с Кавказа: Грузия (Сванетия). Holotypus: «Грузия, близ ледника Штугра (Ушба), субнивальный пояс; глыбовые россыпи, 23 VII 1911, Шелковников» (TBI — Г. Нахуцришвили, личн. сообщ., 2001).

Кавк.: Зап. Закавк. — Субнивальный пояс гор. — **Общ. распр.:** эндемик.

35. *E. regelii* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 81—82; Крыл., 1939, Фл. Зап. Сиб. 10 : 2484; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 589.

Описан с Кавказа, из Средн. и Центр. Азии. Lectotypus (Попова, 2000 : 216): Китай (Джунгария), «Arystyn [Aryslyn], 8000′. 12 VII 1879 [fl.] N 361, A. Regel» (LE!).

Средн. Азия: Прибалх., Дж.-Тарб., Амудар., Сырдар., Тянь-Шан., Пам.-Ал. — остепненные склоны, альпийские луга. — **Общ. распр.:** Центр. Азия.

Примечание. По совокупности признаков занимает промежуточное положение между *E. pectinata* и *E. jaeschkei.* От первого вида отличается железистым опушением прицветных листьев и чашечки, от второго — более мелкими размерами венчиков и отсутствием длинножелезистого опушения стебля.

Subsect 3. Jaeschkeanae Gussarova subsect. nov. — *Euphrasia.* ser. *Jaeschkeanae* Juz., 1955, во Фл. СССР, 22 : 594 (sine descr. latin.). — Cauli erecti, simplices vel ramosi, pilis haud densis albidis crispatis reclinatis vestitis admixtis glandulis sat longe stipitatis, stipitibus non minus 3-cellularibus; folia glanduloso-pilosa, foliorum dentibus non aristatis, acutis vel obtusiusculis. Corolla 6.5—11 (13) mm lg.; capsula variatim emarginata.

Typus: *E. jaeschkei* Wettst.

Стебли прямые, простые или ветвящиеся, опушены негустыми белыми изогнутыми, книзу отклоненными волосками, обычно с примесью железок, расположенных на довольно длинных (не менее 3 клеток) ножках; листья железистоопушенные; зубцы листьев неостистые, острые или туповатые. Венчик 6.5—11 (13) мм дл.; коробочка в различной степени выемчатая.

Тип: *E. jaeschkei* Wettst.

36—40. Aggr. *E. jaeschkei* Wettst.

36. *E. bajankolica* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 363.

Описан из Казахстана. Holotypus: «Tian-Schan centr., distr. Dzharkent, bass. fl. Tekes, fl. Bajan-Kol, in piceeto, in declivibus, 20 VIII 1917, fl., fr., R. Abolin» (LE!).

Средн. Азия: Тянь-Шан. — Леса и лесные поляны. — **Общ. распр.:** эндемик.

37. *E. cyclophylla* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 363—364.

Описан из Киргизии (предгорья Алайского хр.). Holotypus: «Asia Media, jugum Alaicum, distr. Margelan, ad ost. fl. Katta Karamuk, in valle fluvii, 20 VI 1913 (st. vet.), fl., N 2287. N. Desjatova» (LE!).

Средн. Азия: Сырдар., Пам.-Ал. (предгорья Алая), Тянь-Шан. — Лесистые ущелья. — **Общ. распр.:** эндемик.

38. *E. tranzschelii* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 364—365.

Описан из Киргизии (Алайский хр.). Holotypus: «Prov. Fergana, distr. Osch, prope pag. Gulcza, in pratis in valle fl. Gulcza, 22 V 1900 (st. vet.), W. Transzel [Tranzschel]» (LE!).

Средн. Азия: Пам.-Ал. (окр. с. Гульча). — Луга в долинах рек. — **Общ. распр.:** эндемик.

39. *E. drosophylla* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 367.

Описан из Казахстана (Джунгарский Алатау). Holotypus: «Asia Media, Alatau Songoricum, region Tshulak, prope Koj-Tas alt. 2000—2800 m, s. m., in pratulis alpinis, 2 VIII 1928, fl. fr. N 958, S. Lipschitz» (LE!).

Средн. Азия: Прибалх., Дж.-Тарб., Тянь-Шан. — Альпийские луга, разнотравные склоны среди арчовников на высоте 2000—2300 м. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. Растения альпийских лугов, характеризующиеся чрезвычайно мелкими размерами. В опушении присутствуют железки на 3—4-клеточных ножках.

40. *E. integriloba* Dmitrieva et N. I. Rubtzov ex Karmysch., 1964, Бот. мат. (Алма-Ата), 2 : 36.

Описан из Казахстана (Джунгарский Алатау). Holotypus: «Южный склон Джунгарского Алатау, урочище Сарыбастау, среди ковыльно-типчаковой степи, 20 VII 1937. Leg. Н. Рубцов» (AA).

Средн. Азия: Дж.-Тарб. — Степные травянистые склоны. — **Общ. распр.:** эндемик.

41—42. Aggr. *E. schlagintweitii* Wettst.

41. *E. amurensis* Freyn, 1902, Österr. Bot. Zeitschr. 52 : 404; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 628; Иванина, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 363; Гришина, 1996, во Фл. Сиб., 12 : 56. — *E. hirtella* var. *ramosa* Freyn, 1902, l. c. 52 : 404. — *E. schlagintweitii* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 181, p. p.

Описан с Дальнего Востока России (Амурская обл., окрестности Благовещенска). Syntypi: «Blag. in collibus et pratis sylvaticis Aug. 1898. N 237». F. Karo (LE!, P!) «et in pratis siccis sylvaticis cum *E. tatarica* Julio 1898. N 265^b». F. Karo (?BRNM).

Примечание. Л. И. Иванина (1991 : 363) в качестве типа *E. amurensis* указывает сборы другого коллектора: «В 7 верстах от Благовещенска, 16 VIII 1871. Августинович». В LE действительно имеются эти материалы (2 гербарных листа), определенные С. В. Юзепчуком как *E. amurensis*. Нам не удалось обнаружить доказательства того, что J. Freyn видел эти сборы или когда-либо ссылался на них.

Вост. Сиб.: Даур. **Дальн. Вост.:** Зее-Бур. — Лиственные и смешанные леса, луга. — **Общ. распр.:** эндемик.

42. *E. krassnovii* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 366.

Описан с Алтая. Holotypus: «Altai, in regione subalpina alpium Katunensium, 1882, fl., fr., imm. A. N. Krassnov» (LE!).

Зап. Сиб.: Алт. — Субальпийский пояс. — **Общ. распр.:** эндемик.

Subsect. 4. Nemorosae (Pugsley) Gussarova comb. et stat. nov. — *Euphrasia* ser. *Nemorosae* Pugsley, 1930, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 48 : 494, Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 600. — Растения сильно ветвящиеся или без боковых побегов; листья жестко волосистые или почти голые; венчик 4—6 мм; коробочка выемчатая.

Typus: *E. nemorosa* (Pers.) Wallr.

43—49. Aggr. *E. nemorosa* (Pers.) Wallr.

43. *E. nemorosa* (Pers.) Wallr., 1815, Annus Bot.: 81; Yeo, 1972, in Fl. Europ. 3 : 262, p. p.; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 272. — *E. officinalis* var. *nemorosa* Pers., 1807, Syn. Pl. 2 : 149.

Описан из Франции. Lectotypus (Sell, Yeo, 1970 : 221): [Ic.] in Bulliard, 1785, Herb. de la Fr. 5: tab. 233.

Европ. часть: Карп. (в долине р. Черная Тисса), Сред.-Днепр. — Луга, лесные поляны. — **Общ. распр.:** Алт. и Центр. Европа.

44. *E. parviflora* Schag., 1845, Consp. Veg. Upl.: 56; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 600; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 272. — *E. curta* (Fries) Wettst., 1894, Österr. Bot. Zeitschr. 44 : 135; id., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 128. — *E. officinalis* var. *curta* Fries, 1817, in Fries et Broberg, Fl. Halland.: 104. — *E. curta* var. *glabrescens* Wettst., 1896, l. c.: 133, p. p. — *E. praecurta* Chitr., 1905, в Списке раст. Русск. фл. 5 : 146. — *E. nemorosa* auct. non (Pers.) Wallr.: Yeo, 1972, Fl. Europ. 3 : 262, p. p.

Описан из Швеции. «Uplandia». «Hab. in ericetis pass». Типовой гербарий не найден. Лектотип не обозначен.

Европ. часть: Кар.-Мурм., Дв.-Печ., Прибалт., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Сред.-Днепр. **Зап. Сиб.:** Верх.-Тоб. — Луга, лесные поляны, верещатники, обочины дорог. — **Общ. распр.:** Сев., Атл. и Центр. Европа.

Примечание. Wettstein (1896 : 128, 132, 306) указывает как «sp. opriginalia» *E. curta* (Fries) Wettst. экземпляры: «Hall. bor., Varberg. H. Hofm., H. Boiss., H. Petr.», собранные Ch. Fries. После изучения цитируемых образцов в P и LE, в качестве лектотипа *E. curta* нами выбран эксикат, хранящийся в LE. Lectotypus (Gussarova, hic designatus): «Fries Herb. Norm. Fasc. IV. N 26. Sub *Euphrasia officinalis* curta* Fr. Nov. p. 198. Hall. Bor. Varberg. — Jul. Leg. Chr. Fries (Flores minimi)» (LE!). Здесь мы следуем мнению С. В. Юзепчука (1955а : 600) и относим *E. curta* к синонимам *E. parviflora*, однако тождественность этих двух видов не может быть окончательно доказана, пока не изучены аутентичные образцы D. J. A. Schagerström.

45. *E. glabrescens* (Wettst.) Wiinst., 1946, Bot. Tidsskr. 48 : 101; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 602. — *E. curta* var. *glabrescens* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 133. — *E. parviflora* var. *glabrescens* (Wettst.) Tzvel., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 273.

Описан из разных пунктов на территории Сев., Атл. и Центр. Европы. Типовой материал из числа синтипов, цитируемых Wettstein (1896 : 130—132), возможно, в Стокгольме (Wiinstedt, 1946 : 102).

Европ. часть: Дв.-Печ., Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Волж.-Кам., Сред.-Днепр. **Зап. Сиб.:** ? Верх.-Тоб., Обск., Ирт. — Луга, пастбища, опушки лесов. — **Общ. распр.:** Сев., Атл. и Центр. Европа.

46. *E. chitrovoi* Tzvel., 1980, Новости сист. высш. раст. 17 : 231; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 275.

Описан из Сев.-Зап. России. Lectotypus (Gussarova, hic designatus): «Псковская губ. Великолуцкий у. На Лугу бл. с. Бутитина [Бутитино]. 1 VI 1903. В. Д. Андреев, excl. pl. glanduloso-pilosa» (LE!).

Европ. часть: Лад.-Ильм., Верх.-Днепр., Верх.-Волж., Карп. — Луга, окраины полей. — **Общ. распр.:** Центр. Европа.

Примечание. Типовой гербарий, хранящийся в LE, неоднороден, содержит как железисто, и так и нежелезисто опушенные растения. Однако в соответствии со статьей 9.12 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (2000), «если типовой образец (гербарный лист или препарат) содержит части, принадлежащие к более чем одному таксону, то название должно быть оставлено за той его частью, которая в наибольшей степени соответствует диагнозу». Следовательно, в качестве типа этого вида следует выбрать лишь экземпляры, лишенные железок.

47. *E. coerulea* Hoppe et Fürnr., 1834, Flora (Regensb.), 17 : 445; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 275. — *E. coerulea* Tausch, 1834 Intelligenzblatt zur Flora, 17 (1), 1 : 7, nom. nud.; id., 1837, in Sched. Pl. Sel. Fl. Bohem., nom. nud.; Wettst.. 1896, Monogr. Gatt. Euphr. :115. — *E. uechtrtziana* Jung. et Engl., 1867, Österr. Bot. Zeitschr. 17 : 141; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 601.

Описан из Чехии («in den Schneegruben des Isergebirges»). Isotypi: Pl. Sel. Bohem., Fasc. II, ed. II, sub. *E. coerulea* Tausch, «Von den Bergen des Isergebirges» (CGE!, W!, LE!).

Европ. часть: Карп. — Горные луга и пастбища. — **Общ. распр.:** Центр. Европа.

Примечание. Для Карпат указывается по данным Н. Н. Цвелёва (1981).

48. *E. micrantha* Reichenb., 1831, Fl. Germ. Excurs.: 358; Wettst., 1893, in Engl. u. Prantl. Nat. Pflanzenfam. 4, 3b : 101; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 603; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 273. — *E. officinalis* var. *gracilis* Fries, 1817, in Fries et Broberg, Fl. Halland.: 104. — *E. gracilis* Fries, 1842, Nov. Fl. Suec. Mant. 3 : 142; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 143.

Описан из Германии. Lectotypus (Sell, Yeo, 1970 : 216): «In via qui iter verram Lauram, legi Jul. 1830. H. G. L. Reichenbach» (W!).

Европ. часть: Прибалт. — Опушки сосновых лесов, верещатники. — **Общ. распр.:** Сев. и Центр. Европа.

49. *E. scottica* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 170; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 273. — *E. paludosa* Towns., 1891, Journ. Bot. (London), 29 : 161.

Описан из Шотландии. Lectotypus (Yeo, 1978 : 299): «Wet bogs, near the Manse, Braemar 4.09.1890. F. Townsend» (BM!, isolectotypi: BM!, CGE! MANCH!).

Европ. часть: Кар.-Мурм., Дв.-Печ. — Верещатники, приморские луга, по руслам рек. — **Общ. распр.:** Сев. и Центр. Европа.

Примечание. По своим признакам *E. scottica* занимает промежуточное положение между *E. wettsteinii* (*E. frigida* auct. non Pugsley) и видами родства *E. parviflora* (*E. micrantha*, *E. curta*), что, возможно, свидетельствует или о гибридогенном происхождении *E. scottica*, или о возникновении этих видов в результате дивергенции от общего предкового вида: *E. wettsteinii* — под влиянием более суровых климатических условий севера, а *E. parviflora* — в условиях умеренного климата.

Subsect. 5. Molles Gussarova subsect. nov. — *Euphrasia* ser. *Molles* Juz., 1955, во Фл. СССР, 22 : 611 (sine descr. latin.). — Caulis erectus, simplex vel ramosus. Folia omnia utrinque pubescentes setis densissimis albidis eglandulosis obsita; dentibus obtusis vel obtusiusculis. Corolla flava, ad 4 mm lg. Capsula emarginata.

Typus: *E. mollis* (Ledeb.) Wettst.

Стебель прямой, неветвящиеся или с боковыми побегами; все листья с обеих сторон густо опушены белыми щетинками, без железистых волосков; зубцы тупые, закругленные; венчик желтый, до 4 мм дл. Коробочка выемчатая.

Тип: *E. mollis* (Ledeb.) Wettst.

50—51. Aggr. *E. mollis* (Ledeb.) Wettst.

50. *E. mollis* (Ledeb.) Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 141; Юз., 1995, во Фл. СССР, 22 : 611; Иванина, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 359—363. — *E. officinalis* γ. *mollis* Ledeb., 1849, Fl. Ross. 3 : 263.

Описан из Сев. Америки (Алеутские острова). Lectotypus (Sell, Yeo, 1970 : 210): «In insula Unalaschka, 1821, Eschscholtz» (LE).

Дальн. Вост.: Камч., Ком., Курил. — Луга, заболоченные тундры, в горах до 500 м. — **Общ. распр.:** Вост. Азия (Япония), Сев. Америка (Аляска, Алеутские острова).

Примечание. В LE имеется лишь один гербарный лист с *E. mollis* из Unalaschka из сборов Eschscholtz. Образцы, процитированные авторами лектотипа (Sell, Yeo, 1970), были отправлены в CGE в 1963 г., сведений об их возвращении нет.

51. *E. pseudomollis* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 368.

Описан с Дальн. Востока России. Holotypus: «Insula Sachalin, Trazisku [Traiziska], VIII 1861, fl., Glehn» (LE!).

Дальн. Вост.: Сах. — Луга. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. Иваниной (1991) этот вид отнесен в синонимы *E. yezoënsis* Hara. Типового материала по *E. yezoënsis* мы не видели, поэтому сохраняем видовую самостоятельность *E. pseudomollis*.

Subsect. 6. Latifoliae (Pugsley) Gussarova stat. nov. — *Euphrasia* ser. *Latifoliae* Pugsley, 1930, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 48 : 486; id., 1936, Journ. Bot. (London), 74 : 286; — Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 604. — *E.* ser. *Amblyodontae* Juz., 1955, цит. соч.: 613 (sine descr. latin.). — Растения неветвящиеся, иногда с 1—2 боковыми побегами, нередко карликовые; листья голые или слабо опушенные, без железистых волосков; зубцы их неостистые, чаще тупые. Венчик 4—6 мм. Коробочка широко притупленная или выемчатая.

Typus: *E. minima* Jacq. ex DC.

52—53. Aggr. *E. minima* Jacq. ex DC.

52. *E. tatrae* Wettst., 1894, Österr. Bot. Zeitschr. 44 : 248; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 163; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 606; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 275. — *E. minima* var. *carpathica* Freyn, 1891, in Sagorski u. Schneid., Fl. Centralkarpathen 2 : 421. — *E. minima* subsp. *tatrae* (Wettst.) Hayek, 1913, in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur. 6, 1 : 91.

Описан с Карпат «Bisher blos aus den West- und Centralkarpathen, aus dem Risengebirge (schlesische Seite) und aus Siebenbürgen bekannt». Isotypi: «Tychapass, Tatra Mts., Freyn» (WU!).

Европ. часть: Карп. — Альпийские луга, пастбища. — **Общ. распр.:** Центр. Европа (Татры, Южные Карпаты).

53. **E. wettsteinii Gussarova sp. nov.** — *E. wettsteinii* Gussarova ex Tzvel., 2000, Опред. сосуд. раст. Сев.-Зап. Росс.: 561, nom. inval. (descr. ross.). — *E. frigida* auct. non Pugsley: Yeo, 1972, in Fl. Europ. 3 : 264, p. p. et auct. pl. — *E. minima* auct. fl. Fennoscand., p. p.

Caulis erectus, simplex vel in parte inferiore ramis paucis, internodiis elongatis, pilis albidis crispulis reflexis obsititis rubescens vel fuscescens, 4—20 cm altus. Folia caulina pauca, ovata vel cuneato-obovata, obtusa utrinque dentibus 2—5 obtusis; bracteae dense imbricatae, late ovatae vel fere orbiculares, basi cuneatae, obtusiusculae vel breviter acutae, dentibus acutis sed non aristatis utrinque 3—6. Folia omnino vel solum margine et ad nervos subtus setis albidis eglandulosis obsita. Flores subsessiles. Corolla parva, dorso 5—7 mm lg. Capsula elliptica, emarginata, margine erecto-ciliata.

Holotypus: «Rossia Borealis, Karelia, Mare Beloje, Sinus Kandalakshskij, Guba Tschupinskaja, insula Srednij, ad margines silvarum. 17 IX 1996. G. Gussarova» (LECB).

Affinitas. Ab *E. frigida* Pugsley setis bractearum eglandulosis, corollis majoribus 5—7 (nec 4—5) mm lg. differt.

Стебель 4—20 см выс., неветвящийся или в нижней части слабо ветвящийся, опушенный изогнутыми белыми волосками, краснеющий или темнеющий. Стеблевые листья немногочисленные, яйцевидные до клиновидно-обратнояйцевидных, тупые, с 2—5 тупыми зубцами с каждой стороны; прицветные листья плотно черепитчато расположенные, широкояйцевидные или почти округлые, в основании клиновидные, почти тупые или коротко заостренные; зубцы острые, но не остистые, по 3—6 с каждой стороны. Листья целиком или только по краю и по жилкам с нижней стороны покрыты белыми нежелезистыми волосками. Цветки почти сидячие. Венчик мелкий, 5—7 мм дл. по спинке. Коробочка эллиптическая, выемчатая, длинно-щетинистая по краю.

Голотип: «Россия, Карелия, о-в Средний, Чупинская губа Кандалакшского залива Белого моря, открытый участок леса. 17 IX 1996. Г. Гусарова» (LECB).

Родство. От *E. frigida* Pugsley отличается отсутствием железистого опушения прицветных листьев, более крупными размерами венчиков (5—7 мм, а не 4—5 мм дл.).

Европ. часть: Аркт., Кар.-Мурм., Дв.-Печ. **Зап. Сиб.:** Аркт., Обск., Верх.-Тоб. **Вост. Сиб.:** Аркт., Енис., Лен.-Кол. **Дальн. Вост.:** Аркт., Камч., Охот., Удск., Зее-Бур. — Лесные опушки, тундры, приморские луга. — **Общ. распр.:** Сев. Европа (Аркт.).

Примечание. Sell и Yeo (1970) в качестве лектотипа *E. frigida* Pugsley выбрали образец из Гренландии: «Ujarasguit, Godthaabs Fjord, W. Greenland, 13 VIII 1885, S. Hansen», содержащий железисто опушенные экземпляры. Сравнение типового материала *E. frigida*, а также железисто опушенных растений *E. frigida* из Лабрадора с *E. frigida* auct. с территории Карелии и Мурманской обл. показало, что по отсутствию опушения из длинностебельчатых железистых волосков, более крупному венчику, а также по форме коробочки и прицветных листьев растения с территории России более сходны с альпийским видом *E. minima* Jacq. ex DC., в то время как *E. frigida* Pugsley, имеющий опушение из длинностебельчатых железок, по-видимому, правильнее сближать с *E. arctica* Lange, видом, неизвестным в нашей флоре.

54. *E. grossheimii* Kem.-Nath., 1956, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 19 : 29; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 607.

Описан с Кавказа. Holotypus: «Грузия, г. Цхра-Цхаро, 18 VII 1914. А. Гроссгейм» (TBI).

Кавк.: Центр. Закавк. (Картлинский хр.). — Альпийский пояс, на лугах. — **Общ. распр.:** эндемик.

55—56. Aggr. *E. amblyodonta* Juz.

55. *E. amblyodonta* Juz., 1923, Бот. мат. Герб. Гл. бот. сада 6, 8 : 4; Pugsley, 1936, Journ. Bot. (London), 74 : 287; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 317; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 613; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk. 6 : 762.

Описан с Кавказа (юг Ставропольского края). Holotypus: «Кавказ, г. Бермамут (г. Бермамыт) 8200′; 8 VIII 1906 fl. fr., И. Акинфиев» (LE!).

Кавк.: Б. Кавк. (Скалистый хр.), Зап., Центр. и Вост. Закавк. — В альпийском уже поясе гор. — **Общ. распр.:** Зап. Азия (Турция).

Примечание. Для Центр. Закавказья вид указывается по данным А. А. Гроссгейма (1940).

56. *E. juzepczukii* Denissova, 1950, Тр. Бот. ин-та АН АрмССР 7 : 64; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 614; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk. 6 : 762.

Описан с Кавказа (Армения). Holotypus: «In m-te Aragaz (Alagez) in pascuis alpinis ca 3330—3350 m fl. 18 VIII 48, Denissova» (LE!).

Кавк.: Центр. (Мегрелия, Сванетия, Южн. Осетия) и Южн. (Армения) Закавк. — Альпийский пояс на высоте 3000 м. — **Зап. Азия:** Иран, Турция.

Примечание. Отличительными признаками этого вида являются мелкие размеры растений, слабое ветвление, клиновидные основания прицветных листьев с небольшим количеством острых и крупных зубцов и мелкие венчики.

Subsect. 7. Alpinae (Rothm.) Gussarova comb. et stat. nov. — *Euphrasia*. ser. *Alpinae* Rothm., 1935, Cavanillesia, 7, 3 : 10; Pugsley, 1936, Journ. Bot. (London), 74 : 285, emend.; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 615. — Растения обычно ветвящиеся, с голыми жестко волосистыми, лишенными железок листьями. Венчик 12—15 мм дл., с удлиняющейся в конце цветения трубкой; нижняя губа широкая, по длине превышает верхнюю. Длина коробочки в 2 раза превышает ширину.

Typus: *E. alpina* Lam. Kern.

Примечание. Yeo (1978) и Vitek (личн. сообщ.) относят виды, входящие в aggr. *E. picta* Wimm., к subsect. *Euphrasia* (ser. *Grandiflorae* Wettst.), сближая их с *E. rostkoviana* Hayne. Здесь приводится точка зрения Pugsley (1936) и Юзепчука (1955) на положение этих видов в системе.

57—58. Aggr. *E. alpine* Rothm.

57. *E. kerneri* Wettst., 1893, in Engl. u. Prantl. Nat. Pflanzenfam. 4, 3b : 101; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 204; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 615; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 278. — *E. speciosa* Kern., 1874, Österr. Bot. Zeitschr. 24 : 115. — *E. arguta* Kern., 1881, Sched. Fl. Exs. Austro-Hung. 1 : 40. — *E. picta* Wimm. subsp. *kerneri* (Wettst.) Wettst. ex Vollm., 1914, Fl. Bayern: 667. — *E. picta* Wimm. subsp. *arguta* (Towns.) Yeo, 1971, Bot. Journ. Linn. Soc., 64, 4 : 354; id., 1972, Fl. Europ. 3 : 261; id., 1978a, Bot. Journ. Linn. Soc., 77 : 251.

Описан из Венгрии. Lectotypus (Yeo, 1978a : 251): «Hungaria centralis: in collibus graminosis apricis Matrae [Budapest, non Matra, fide Wettstein]» (WU!).

Европ. часть: Карп. — Травянистые склоны гор и холмов в нижнем и среднем горных поясах. — **Общ. распр.:** горы Центр. и Южн. Европы.

Примечание. Для Карпат вид указан по литературным данным (Юзепчук, 1955а; Цвелёв, 1981).

58. *E. picta* Wimm., 1857, Fl. Schles., ed. 3 : 407; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 204; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 616; Yeo, 1972, Fl. Europ. 3 : 261, p. p.; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 278. — *E. versicolor* (Kern.) Halacsy u. Braun, 1882 in Nachtr. z. Fl. Nied.-Österr.: 112. — *E. officinalis* var. *plicata* Čelak., 1881, Prodr.: 831.

Описан из Польши. Lectotypus (Schaeftlein, 1967 : 56): «In Silesia e manu Wimmer. D. Lagger» (FI).

Европ. часть: Карп. — Каменистые склоны гор, альпийские луга. — **Общ. распр.:** Центр. и Южн. Европа (горы).

Примечание. Для Карпат вид указан по литературным данным (Юзепчук, 1955а; Цвелёв, 1981).

Subsect. 8. Petiolares (Pugsley) Gussarova comb. et stat. nov. — *Euphrasia* ser. *Petiolares* Pugsley, 1936, Journ. Bot. (London), 74 : 287; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 617. — Растения в различной степени ветвящиеся; листья с клиновидным основанием, как бы коротко черешчатые; число зубцов прицветного листа 2—3. Опушение отсутствует или состоит из коротко стебельчатых железок или щетинок. Цветки на цветоножках. Венчик 6—10 мм дл., с удлиняющейся в конце цветения трубкой. Коробочка широко выемчатая.

Typus: *E. petiolaris* Wettst.

59—61. Aggr. *E. subpetiolaris* Pugsley

59. *E. peduncularis* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 369.

Описан из Средн. Азии (Казахстан). Holotypus: «Alatau Transiliensis, fl. Talgar, in faucibus occidentalibus, in regione silvae acerosae, 3 VII 1916, fl., fr., N 2138, R. Abolin» (LE!).

Средн. Азия: Дж.-Тарб., Тянь-Шан. — Пояс хвойных лесов и субальпийских лугов. — **Общ. распр.:** эндемик.

60. *E. schugnanica* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 370.

Описан из Средн. Азии (Шугнан, Памир). Holotypus: «In pratulis humidis ad rivos, 19 VIII 1897, fl., fr., S. Korshinsky (It. Tyrkest., N 3689)» (LE!).

Средн. Азия: Пам.-Ал. (Шугнан, Памир, дер. Гарджун, между Виром и Сардыном). — Луга по берегам рек. — **Общ. распр.:** эндемик.

61. *E. fedtschenkoana* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 362—363.

Описан из Средн. Азии (Шугнан, Памир). Holotypus: «Schugnan, inter Dzhilandy et Vankala, 21 VII 1901, fl., fr., O. et B. Fedtschenko» (LE!).

Средн. Азия: Тянь-Шан., Пам.-Ал. (Шугнан, между урочищами Джиланды и Ван-Кала (Сардым)). — Луга на каменистых осыпях по берегам ручьев (4000 м над ур. м.). — **Общ. распр.:** эндемик.

62—71. Aggr. *E. petiolaris* Wettst.

62. *E. alboffii* Chabert, 1902, Bull. Herb. Boiss. 2, 2 : 517; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 317; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 619; Колаковский, 1985, Фл. Абх., 2 изд., 3 : 263. — *E. minima* Alb. in sched.

Описан из Зап. Закавказья («fl. aout. Hab. dans les paturages alpins des monts Kytzyrkha, Circassie.»). Lectotypus (Gussarova, hic designatus): «sub *E. minima* Alboff, Pl. de Transcaucasie, 1894, N 302» (P!).

Кавк.: Б. Кавк., Зап. Закавк., ?Центр. Закавк. — Альпийские луга и пастбища. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. С. В. Юзепчук (1923) цитирует экземпляр, собранный Н. Альбовым, но из другого места, определенный как *E. minima*: «Абхазия, г. Санчара, альпийские луга. Н. Альбов, fl. fr.» (LE), который считает близким, если не тождественным *E. alboffii*.

63. *E. macrodonta* Juz., 1949, в Списке раст. Герб. фл. СССР, 11 : 152; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 619.

Описан с Кавказа. Lectotypus (Попова, Силантьева, 1999 : 71): «Северо-Западный Кавказ, водораздел рек Белая и Лаба, ст. Псебайская, в трещинах алебастровой скалы на восточном склоне хр. Герпегем, 28 VI 1930. Собр. А. И. Лесков. Опр. С. В. Юзепчук» (LE!).

Кавк.: Б. Кавк. (зап.), Зап. Закавк. — Субальпийские луга, трещины скал. — **Общ. распр.:** эндемик.

Примечание. По мнению С. В. Юзепчука (1955а), этот вид является только локальной формой *E. alboffii*, достаточно хорошо отличающейся характером зубчатости прицветных листьев.

Включение *E. macrodonta* Juz. в подсекцию *Angustifoliae* (Wettst.) Jørg. (= sect. *Angustifoliae*) (Силантьева, 2003), на наш взгляд, является ошибочным. Положение *E. macrodonta* в системе рода определяется прежде всего наличием длинных ресничек по краю коробочки, что является диагностическим признаком подсекции *Cilliatae* Jørg. sect. *Euphrasia*: «Capsulae margine longe ciliatae» (Jørgensen, 1919 : 61). Удлиненность прицветных листьев, на которую ссылается Н. А. Силантьева, является менее надежным признаком в этом случае, так как даже у представителей подсекции *Angustifoliae* выражена в разной степени. С другой стороны, вытянутые прицветные листья с небольшим числом глубоко вырезанных зубцов характерны не только для *E. macrodonta*, но и для ряда других видов подсекции *Cilliatae* (например, *E. petiolaris*, *E. taurica*, *E. saamica* и др.).

64. *E. kemulariae* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 370.

Описан с Кавказа (Грузия). Holotypus: «Imeretia, reg. Tkubuljskij, jugum Nakerala, in summo mont. Tskhra-Dzhvari, 20 VIII 1949, fl., fr., A. Kutateladze» (TBI, isotypus LE!).

Кавк.: Зап. Закавк. (Имеретия, хр. Накерала, окр. Цхра-Джвари). — Альпийский пояс. **Общ. распр.:** эндемик.

65. *E. petiolaris* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 199; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк.: 317; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 621; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk., 6 : 760—761, p. p. — *E. coronata* W. Bckr., 1921, Feddes Repert. 17, 1—3 : 426.

Описан из Турции. Lectotypus: (Юзепчук, 1955a : 622; Yeo, 1978b : 761) «Sub *E. officinalis* Boiss. in Balansa Pl. d'Orient: Djimil, vers 2400 m, Aug. 1866» (K!, isolectotypi W!, P!).

Кавк.: ?Предкавк., Б. Кавк., Зап., Центр. и Вост. Закавк. — Альпийские и субальпийские луга. — **Общ. распр.:** Зап. Азия (Турция, Иран).

66. *E. adenocaulon* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 371.

Описан с Кавказа (Грузия). Holotypus: «Ossia Australis, prope pag. Edis (Edisi), in saxosis, in fruticeto mixto, 22 VIII 1923, N 582. S. Juzepczuk» (LE!).

Кавк.: Центр. Закавк. — Каменистые склоны, кустарники в субальпийском поясе гор. — **Общ. распр.:** эндемик.

67. *E. ossica* Juz., 1949, Список раст. Герб. фл. СССР, 11 : 152.

Описан с Кавказа (Грузия). Lectotypus: (Попова, Силантьева, 1999 : 72) «Ossia Australis, in monte Kadlosen (Kalasan), in declivibus herbosis reg. alpinae. 21 VII 1923. S. Juzepczuk» (LE!).

Кавк.: Б. Кавк. (Дагестан), Центр. Закавк. — Альпийские и субальпийские луга. — **Общ. распр.:** эндемик.

68. *E. lebardensis* Kem.-Nath., 1956, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 19 : 30; Yeo 1978, in Davis, Fl. Turk., 6 : 761, p. p.

Описан с Кавказа (Грузия). Holotypus: «Грузия, Мегрелия, альпийские луга около Лебарде, 1—8 VIII 1919. Архангельский» (TBI).

Кавк.: Зап. Закавк. — Альпийские луга и пастбища. — **Общ. распр.:** Зап. Азия (Турция).

69. *E. sevanensis* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 372—373; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk., 6 : 761—762.

Описан с Кавказа (Армения). Holotypus: «Armenia, distr. Delizhan, in declivibus meridion. jugu Shach-Dagh (in ripa fl. Gjunaika), 11 VIII 1923, A. Grossheim et O. Sedelmeyer [Zedelmeyer]» (LE!).

Кавк.: Южн. Закавк. — Травянистые склоны гор в альпийском поясе. — **Общ. распр.:** Зап. Азия (Турция, Иран).

70. *E. daghestanica* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 373.

Описан с Кавказа (Дагестан). Holotypus: «Daghestania, distr. Samur prope pagum Kurush, in rapibus calcareis, 29 VII 1898 (st. vet.), N 10393, Th. Alexeenko» (LE!).

Кавк.: Б. Кавк. (Дагестан, Ахтинский р-н). — Пастбища, известковые скалы в альпийском поясе. — **Общ. распр.:** эндемик.

71. *E. woronowii* Juz., 1955, Бот. мат. (Ленинград), 17 : 373.

Описан с Кавказа (Грузия). Holotypus: «Ossia Australis, in lapidosis Chodezechor, 2400 m. s. m., 8 VIII 1929, fl., fr., E. et N. Busch» (TBI).

Кавк.: Центр. Закавк. — Альпийские и субальпийские луга. — **Общ. распр.:** эндемик.

72. *E. taurica* Ganesch. ex Popl., 1931, Список раст. Крымск. гос. заповедн.: 87; Юз., 1949, в Списке раст. Герб. фл. СССР, 11 : 151; он же, 1955, во Фл. СССР, 22 : 627; Yeo, 1972, Fl. Europ. 3 : 265; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 280. — *E. willkommii* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 163, p. p. et auct. fl. Taur.

Описан из Крыма. Holotypus: «Крымская обл. По каменистым местам на яйле Ай-Петри, близ скалы Шишко. 26 VIII 1910. fl. fr., И. Шираевский» (LE!).

Европ. часть: Крым. — На лужайках, каменистых склонах, лесных полянах яйлы. — **Общ. распр.:** эндемик.

Sect. 2. *Angustifoliae* (Wettst.) Tzvel., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 280. — *E.* ser. *Angustifoliae* Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 69. — *E.* subsect. *Angustifoliae* (Wettst.) Jørg., 1919, Bergens Mus. Aarb. 1916—1917, 5 : 61; Юз., 1955а, во Фл. СССР, 22 : 638. — Листья слабо опушены простыми волосками, без железок. Прицветные листья ланцетные до линейных (2—30 раз длиннее своей ширины) с узкими расставленными зубцами. Коробочка голая или слабо волосистая.

Lectotypus (Sell, Yeo, 1970 : 231): *E. salisburgensis* Funck.

73. *E. salisburgensis* Funck, 1794, in Hoppe, Bot. Taschenb.: 190; Wettst., 1896, Monogr. Gatt. Euphr.: 218; Юз., 1955, во Фл. СССР, 22 : 638; Yeo, 1972, Fl. Europ. 3 : 266; Yeo, 1978, in Davis, Fl. Turk. 6 : 762; Цвел., 1981, во Фл. европ. части СССР, 5 : 280. — *E. officinalis* var. *salisburgensis* (Funck) Schleicher, 1800, Cat. Pl. Helv.: 22.

Описан из Австрии («um Salzburg...»). Syntypi: «um Salzburg...» [fide Wettst.] (PRC, W!).

Европ. часть: Карп. (Мармарошские горы). — Луга в альпийском поясе гор. — **Общ. распр.:** Сев. (Скандинавия) и Центр. Европа, Зап. Азия (сев.-зап. Турция).

Примечание. Для Карпат вид указан по литературным данным (Юзепчук, 1955а; Цвелёв, 1981).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *EUPHRASIA* L.

I. Ключ для определения видов-агрегатов и видов, не входящих в агрегаты

1. Прицветные листья округлые до яйцевидных; их длина менее чем в 2 раза превышает ширину. Край коробочки с длинными щетинками . . . . 2.

— Прицветные листья продолговатые до ланцетных; их длина в 2.5 (и более) раза превышает ширину. Край коробочки без длинных щетинок . . . . 73. *E. salisburgensis.*

2. Прицветные листья, чашечки и(или) стебель с опушением, в котором участвуют длинностебельчатые железки на 3—6-клеточных, иногда извилистых ножках 0.2—0.6 мм дл. . . . . 3.

— Прицветные листья, чашечки и стебель без железистого опушения или с опушением, в котором участвуют короткостебельчатые железки, т. е. железистые волоски с 1—2-клеточными ножками 0.1—0.2 мм дл. . . . . 6.

3. В опушении стебля, наряду с простыми волосками, всегда присутствуют многочисленные железки на ножках из 3—6 и более клеток. Прицветные листья опушены короткими (1—2-клеточными), иногда длинными (3—6-клеточными) стебельчатыми железками . . . 36—40 aggr. *E. jaeschkei.*

— Стебель опушен простыми волосками; железистое опушение стебля или отсутствует, или представлено редкими короткостебельчатыми железками, или в виде длинностебельчатых железок ограничено областью узлов . . . . 4.

4. Венчик 4—6(7) мм дл. по спинке . . . . 5—9 aggr. *E. hirtella.*

— Венчик 8—13 мм дл. по спинке . . . . 5.

5. Длина коробочки не более чем в 1.5—2 раза превышает ширину . . . . . . 1—4 aggr. *E. officinalis.*

— Длина коробочки не более чем в 2.5—3 раза превышает ширину . . . 41—42 aggr. *E. schlagintweitii.*

6. Цветки на цветоножках 3—5 мм дл. У ветвящихся экземпляров боковые побеги отходят от нижней части стебля под очень острым углом, часто достигая 3/4 (и более) длины стебля . . . . . . 7.
— Цветки на цветоножках до 3 мм дл. У ветвящихся экземпляров боковые побеги значительно короче стебля, отходят от его нижней или средней части . . . . 8.
7. Прицветные листья с клиновидным основанием, с 2(3) зубцами с каждой стороны. Высокогорные растения Кавказа . . . . 62—71 aggr. *E. petiolaris.*
— Прицветные листья с округлым, иногда ширококлиновидным основанием, с (3)4—6 зубцами с каждой стороны. Высокогорные растения Средней Азии . . . . . 59—61 aggr. *E. subpetiolaris.*
8. Нижняя губа венчика заметно выдается, превышает верхнюю по длине в 1.2—1.3 раза; венчик 7—10(13) мм дл. по спинке . . . . 9.
— Нижняя губа венчика почти равна верхней; венчик 3—7(8) мм дл. по спинке . . . . 13.
9. Венчик 11—13 мм дл. по спинке, с удлиняющейся после цветения трубкой. Высокогорные растения Карпат . . . . 57—58 aggr. *E. picta.*
— Венчик 9—10 мм дл. по спинке . . . . 10.
10. В опушении прицветных листьев и чашечки присутствуют железистые волоски на 1—2(3)-клеточной ножке . . . . 29—32 aggr. *E. vernalis.*
— Прицветные листья и чашечки без железистого опушения . . . . 11.
11. Прицветные листья с клиновидным основанием, с 2—3 острыми зубцами; верхние стеблевые листья имеют такое же количество зубцов, что и прицветные . . . . . 23—25 aggr. *E. borealis.*
— Прицветные листья с ширококлиновидным основанием или черешковидно суженные, с 3 и более остистыми зубцами; верхние стеблевые листья имеют меньшее количество зубцов по сравнению с прицветными . . . . 12.
12. Прицветные листья с ширококлиновидным основанием, опушенные с обеих сторон рассеянными или на нижней стороне, в особенности по жилкам, довольно густыми щетинистыми волосками . . . . 28. *E.* × *reuteri.*
— Прицветные листья черешковидно суженные, голые, редко сверху или снизу по жилкам покрыты редкими короткими щетинками . . . . 26—27 aggr. *E. stricta.*
13. Чашечка при плодах разрастающаяся. Длина коробочки почти равна ширине . . . . 14.
— Чашечка при плодах не разрастается. Длина коробочки в 2 раза и более превышает ширину . . . 16.
14. Венчик 5—7 мм дл., превышает длину чашечки. Растения Карпат и арктической Европы . . . . 52—53 aggr. *E. minima.*
— Венчик до 5 мм дл., равен чашечке или едва превышает ее длину. Кавказские высокогорные растения . . . . 15.
15. Зубцы чашечки и прицветных листьев острые . . . . 54. *E. grossheimii.*
— Зубцы чашечки и прицветных листьев тупые . . . . 55—56 aggr. *E. amblyodonta.*
16. Прицветные листья опушены беловатыми, длинными щетинками (более 0.4 мм дл.), сплошь короткощетинистые или почти голые . . . . 17.
— Прицветные листья опушены короткостебельчатыми железками на 1—2(3)-клеточной ножке . . . 19.
17. Прицветные листья опушены беловатыми, длинными щетинками. Венчик желтый . . . . 50—51 aggr. *E. mollis.*
— Прицветные листья сплошь короткощетинистые или почти голые. Венчик белый или бледно-фиолетовый . . . . 18.
18. Зубцы прицветных листьев острые, но не остистые. Коробочка не выемчатая или едва выемчатая на верхушке . . . . 10—22 aggr. *E. pectinata.*
— Зубцы прицветных листьев остистые, верхушка коробочки выемчатая . . . . 43—49 aggr. *E. nemorosa.*
19. Прицветные листья ширококоромбические, при основании клиновидные, с 2 длинными (длина превышает ширину в 3—4 раза) зубцами с каждой стороны . . . . 72. *E. taurica.*
— Прицветные листья яйцевидные или почти округлые, с 3—6 недлинными (длина превышает ширину в 1.5—2 раза) зубцами с каждой стороны . . . . 20.
20. Прицветные листья яйцевидные или широкояйцевидные, имеющие до 5 острых, но не остистых зубцов с каждой стороны. Горно-степные растения Средней Азии . . . . 35. *E. regelii.*
— Прицветные листья почти округлые, имеющие 5 и более остистых зубцов с каждой стороны. Субальпийские и альпийские растения Кавказа . . . . 33—34 aggr. *E. caucasica.*

II. Ключ для определения видов в пределах видов-агрегатов

1—4. Aggr. *E. officinalis*

1. Венчик средней величины, 7—8(9) мм дл. . . . . 1. *E. officinalis.*
— Венчик крупный, 10—11(14) мм дл. . . . . 2.
2. Растения с простым стеблем, иногда с 1—2 боковыми побегами. Число узлов до соцветия менее 5, междоузлия растянутые. Зубцы прицветных листьев тупые до приостренных, по 3(4) с каждой стороны . . . . 2. *E. montana.*

— Растения часто довольно сильно ветвящиеся. Число узлов до соцветия более 5, междоузлия сближенные. Зубцы прицветных листьев заостренные до остистых, по 5(6) с каждой стороны . . 3.

3. Число узлов до соцветия 5—10; нижние прицветные листья до 15 мм дл. . . . . . 3. *E. rostkoviana.*

— Число узлов до соцветия 9—16; нижние прицветные листья обычно до 9 мм дл. . . . . 4. *E. campestris.*

5—9. Aggr. *E. hirtella*

1. Стебель тонкий, слегка извилистый, неветвящийся. Зубцы прицветных листьев округлые на верхушке. Венчик очень мелкий, 4 мм дл. Кавказская высокогорная раса . . . . 9. *E. bakurianica.*

— Стебель иногда довольно мощный, простой или ветвящийся. Зубцы прицветных листьев заостренные или острые. Венчик 4—8(9) мм дл. . . . . 2.

2. Венчик 7—8(9) мм дл. Североевропейский вид . . . . 6. *E. onegensis.*

— Венчик 4—6(7) мм дл. . . . . 3.

3. Прицветные листья продолговато-яйцевидные. Первый цветок располагается на 3—5 узле. Западносибирский высокогорный вид . . . . 7. *E. krylovii.*

— Прицветные листья округло-яйцевидные. Первый цветок располагается на 4—9 узле . . . . . . 4.

4. Прицветные листья 4(6)—10 мм дл., с густым опушением из железистых волосков на многоклеточных (более 6 клеток) извилистых ножках, с примесью простых волосков . . . . . 5. *E. hirtella.*

— Прицветные листья более 10 мм дл. Железистое опушение более слабо выражено, иногда присутствует лишь несколько железок на многоклеточных ножках . . . . 8. *E. sosnowskyi.*

10—22. Aggr. *E. pectinata*

1. Стебли неветвящиеся (иногда лишь с несколькими боковыми побегами), с 2—5(6) узлами до соцветия. Прицветные листья продолговатые до ромбически-яйцевидных, с (1)3—5 зубцами с каждой стороны. Высокогорные, горные, горно-степные виды Европы, Крыма, Кавказа, Сибири, Средней Азии и Казахстана . . . . 2.

— Стебли многократно ветвящиеся или реже простые, с 6—11 узлами до соцветия. Прицветные листья округло-яйцевидные, с 5—8 зубцами с каждой стороны. Лугово-лесные, лугово-степные виды Европы, Кавказа, Сибири, Дальнего Востока . . . . 12.

2. Прицветные листья продолговатые, с 1—3 зубцами с каждой стороны. Растения 2.5—6 см выс. Соцветия редуцированы до 1—2 цветков . . . . 3.

— Прицветные листья ромбически-яйцевидные, с 3—5 зубцами с каждой стороны. Растения (5)6—30 см выс. Число узлов соцветия в 1.5 и более раз превышает число узлов в вегетативной части побега . . . . 4.

3. Прицветные листья густо опушены простыми волосками. Западносибирский горно-тундровый вид . . . . 15. *E. altaica.*

— Прицветные листья голые; с короткими щетинками лишь по краям. Восточносибирский горно-тундровый вид . . . . 16. *E. putoranica.*

4. Прицветные листья клиновидно суженные к основанию . . . . 5.

— Прицветные листья округлые в основании . . . . 11.

5. Коробочка едва достигает половины длины зубцов чашечки. Казахстанский и западно-тянь-шанский горно-степной вид . . . . 13. *E. karataviensis.*

— Коробочка длиннее зубцов чашечки . . . . 6.

6. Чашечка крупная, увеличивается при плодах. Нижние узлы в вегетативной части побега сближенные . . . . 7.

— Чашечка при плодах не увеличивается. Нижние узлы в вегетативной части побега расставленные . . . . 9.

7. Чашечка сильно разрастающаяся при плодах, с широкими острыми зубцами. Эндемик Средней Азии . . . . 19. *E. macrocalyx.*

— Чашечка слабо разрастающаяся при плодах, с ланцетными острыми и остистыми зубцами . . . 8.

8. Венчик 6—7 мм дл. Эндемик Кавказа . . . . 21. *E. georgica.*

— Венчик 7—10 мм дл. Евразиатский горно-степной вид . . . . 20. *E. pectinata.*

9. Соцветие с сильно удлиняющимися в конце цветения междоузлиями, прерывистое. Растения Дальнего Востока . . . . 11. *E. ussuriensis.*

— Соцветие скученное. Виды Сибири . . . . 10.

10. Прицветные листья не налегают друг на друга; нижние узлы заметно раздвинутые. Южно-сибирский (и монгольский) вид . . . . 14. *E. syreitschikovii.*

— Прицветные листья черепитчато налегают друг на друга; нижние узлы сближенные. Эндемик Забайкалья . . . . 17. *E. imbricans.*

11(4). Узлы в вегетативной части побега сближены. Зубцы прицветных листьев остистые. Эндемик Крыма . . . . 18. *E. irenae.*

— Узлы в вегетативной части побега расставлены. Зубцы прицветных листьев острые. Евразиатский горно-степной вид . . . . 20. *E. pectinata.*

12(1). Стебли прямые, 12—50 см выс., часто с многочисленными боковыми побегами. Цветки сидячие . . . . 13.

— Стебли слегка извилистые (6—35 см выс.), слабо ветвящиеся. Цветки на коротких (до 3 мм дл.), но заметных цветоножках. Субарктический восточносибирский вид . . . . . . 22. *E. jacutica.*

13. Боковые побеги располагаются в верхней и средней частях стебля. Нижние стеблевые листья мелкие, короче нижележащих междоузлий в 3 раза и более. Дальневосточный лугово-лесной вид . . . . 10. *E. maximowiczii.*

— Боковые побеги располагаются в нижней и средней частях стебля. Нижние стеблевые листья крупные, короче нижележащих междоузлий не более чем в 2.5 раза. Евразиатский лугово-степной вид . . . . 12. *E. tatarica.*

23—25. Aggr. *E. borealis*

1. Соцветие скученное; зубцы прицветных листьев не остистые . . . . 23. *E. hyperborea.*

— Соцветие с сильно удлиняющимися в конце цветения междоузлиями; зубцы прицветных листьев короткоостистые . . . . 2.

2. Стебель простой; зубцы прицветных листьев глубоко надрезанные. Цветки сидячие . . . . 24. *E. saamica.*

— Стебель с немногочисленными, иногда довольно длинными веточками; зубцы прицветных листьев неглубоко надрезанные. Цветки на коротких (до 3 мм дл.), но заметных цветоножках . . . . 25. *E. subpolaris.*

26—27. Aggr. *E. stricta*

— Число узлов до соцветия (6)—9, нижние междоузлия сближенные. Стебли обычно ветвящиеся, реже простые . . . . 26. *E. stricta.*

— Число узлов до соцветия 2—5(6), нижние междоузлия вытянутые. Боковые побеги отсутствуют или их 1—2(3) . . . . 27. *E. suecica.*

29—32. Aggr. *E. vernalis*

1. Число узлов до соцветия (6)7—9, нижние муждоузлия сближенные. Стебли обычно ветвящиеся, реже простые . . . . 2.

— Число узлов до соцветия 2—5(6), нижние междоузлия вытянутые. Боковые побеги отсутствуют или их 1—2(3) . . . . 3.

2. Верхняя и нижняя губы венчика почти равны. В опушении прицветных листьев и чашечки присутствуют железистые волоски на 1—2(3)-клеточной ножке. Железистое опушение прицветных листьев имеется, иногда слабо выражено или отсутствует. Западносибирский вид . . . . 30. *E. sibirica.*

— Нижняя губа значительно превышает верхнюю. Железистое опушение прицветных листьев интенсивное. Евразиатский лугово-лесной вид . . . . 31. *E. brevipila.*

3. Венчик крупный, 8—12 мм дл. . . . . 29. *E. vernalis.*

— Венчик средний, 6—7(8) мм дл. . . . . 32. *E.* × *murbeckii.*

33—34. Aggr. *E. caucasica*

1. Растения с утолщенным простым или ветвистым стеблем. Число узлов до соцветия 6 и более, нижние узлы сближены. Венчик 5—7 мм дл. Растения среднего пояса гор . . . . 33. *E. caucasica.*

— Растения с тонким, простым стеблем. Число узлов до соцветия 4—5, нижние узлы сильно расставлены. Венчик 6—8 мм дл. Высокогорные (альпийские растения) . . . . 34. *E. svanica.*

36—40. Aggr. *E. jaeschkei*

1. Карликовые растения, 2—6 см выс.; зубцы прицветных листьев неостистые. Венчик очень мелкий, до 4 мм дл. . . . . 39. *E. drosophylla.*

2. Более высокие (нормально не карликовые) растения (4)5—25(50) см выс.; зубцы прицветных листьев остистые. Венчик до 10 мм дл. . . . . 3.

3. Венчик средний по размерам, 6—7 мм дл. . . . . 4.

— Венчик крупный по размерам, 9—10 мм дл. . . . . 5.

4. Число узлов до соцветия 5—6. Прицветные листья яйцевидные или почти ромбические, с 5—7 острыми зубцами с каждой стороны . . . . 38. *E. tranzschelii.*

— Число узлов до соцветия 3—5. Прицветные листья широкояйцевидные до почти округлых, с 3—5 тупыми или островатыми зубцами с каждой стороны . . . . 37. *E. cyclophylla.*

5. Соцветие к концу цветения сильно удлиняющееся, в нижней части с далеко отставленными друг от друга узлами . . . . 36. *E. bajankolica.*

— Соцветие почти головчатое, короткое малоцветковое . . . . 40. *E. integriloba.*

41—42. Aggr. *E. schlagintweitii*

1. Число узлов до соцветия (6)7—9, нижние междоузлия сближенные; стебли обычно ветвящиеся, реже простые . . . . 41. *E. amurensis.*

— Число узлов до соцветия 2—5(6), нижние междоузлия вытянутые; стебли обычно простые или с 1—2(3) боковыми побегами . . . . 42. *E. krassnovii.*

43—49. Aggr. *E. nemorosa*

1. Прицветные листья 5—10(14) мм дл., почти голые, только с очень короткими щетинками по краям или в разной степени опушенные. Венчик 5—7(8) мм дл. . . . . 2.

— Прицветные листья 3.5—7(8) мм дл. (часто непропорционально мелкие), совершенно голые, лоснящиеся. Венчик 4 мм дл. . . . . 48. *E. micrantha.*

2. Число узлов до соцветия (6)7—12, нижние междоузлия сближенные. Стебли обычно ветвящиеся, реже простые . . . . 3.

— Число узлов до соцветия 2—5(6), нижние междоузлия вытянутые. Стебли обычно простые или с 1—2(3) боковыми побегами . . . . 5.

3. Прицветные листья темно-зеленые, с длинноостистыми зубцами . . . . 45. *E. glabrescens.*

— Прицветные листья серо-зеленые, с острыми или короткоостистыми зубцами . . . . 4.

4. Прицветные листья густо опушены простыми волосками. Североевропейский вид . . . . 44. *E. paryiflora.*

— Прицветные листья едва опушены. Центральноевропейский вид . . . . 43. *E. nemorosa.*

5. В опушении прицветных листьев могут присутствовать единичные короткостебельчатые железки. Зубцы прицветных листьев тупые или острые . . . . 5.

— В опушении прицветных листьев единичные короткостебельчатые железки отсутствуют. Зубцы прицветных листьев остистые . . . . 49. *E. scottica.*

6. Окраска венчика красновато-фиолетовая, реже белая. Растение Карпат . . . . 47. *E. coerulea.*

— Окраска венчика белая, иногда с фиолетовыми жилками. Растение северо-западных районов Восточной Европы . . . . 48. *E. chitrovoi.*

50—51. Aggr. *E. mollis*

1. Венчик мелкий, 3—4 мм дл. Верхняя и нижняя его губы более или менее равны. Стебель 2—15 см выс., обычно простой или с 1—2(3) боковыми побегами . . . . 50. *E. mollis.*

— Венчик более крупный, 5—6 мм дл. Нижняя его губа значительно превышает верхнюю. Стебель 14—25 см выс., обычно ветвящийся, реже простой . . . . 51. *E. pseudomollis.*

52—53. Aggr. *E. minima*

1. Длина прицветного листа в 2—2.5 раза превышает ширину. Венчик мелкий, 4—5(6) мм дл. Карпатский вид . . . . 52. *E. tatrae.*

— Длина прицветного листа превышает ширину не более чем в 2 раза. Венчик более крупный — до 7 мм дл. Арктический вид . . . . 53. *E. wettsteinii.*

55—56. Aggr. *E. amblyodonta*

1. Прицветные листья при основании слегка сердцевидные, с 2—4 зубцами с каждой стороны. Соцветие, по крайней мере в нижней части, удлиняющееся после цветения. Венчик мелкий, около 5 мм дл. . . . . 55. *E. amblyodonta.*

— Прицветные листья при основание ширококлиновидные, с 1—2 зубцами с каждой стороны. Соцветие едва удлиняется после цветения, сжатое, не превышает 1 см. Венчик около 3 мм дл. . . . . 56. *E. juzepczukii.*

57—58. Aggr. *E. picta*

1. Зубцы верхних стеблевых листьев острые; прицветные листья постепенно суженные к основанию . . . . 57. *E. kerneri.*

— Зубцы верхних стеблевых листьев тупые; прицветные листья широкояйцевидные, стянутые при основании в короткий черешок . . . . 58. *E. picta.*

59—61. Aggr. *E. subpetiolaris*

1. Прицветные листья опушены короткостебельчатыми (на 2—3-клеточной ножке) железками . . . . 61. *E. fedtschenkoana.*

— Прицветные листья опушены простыми волосками без примеси железок . . . . 2.
2. Основание прицветных листьев ширококлиновидное или почти округлое. Зубцы прицветных листьев остистые. Тянь-шанский вид . . . . 59. *E. peduncularis.*
— Основание прицветных листьев клиновидное. Зубцы прицветных листьев острые, но не остистые. Памироалайский вид . . . . 60. *E. schugnanica.*

62—71. Aggr. *E. petiolaris*

1. В опушении прицветных листьев нет железистых волосков . . . . 2.
— В опушении прицветных листьев имеются железистые волоски . . . . 6.
2. Венчик крупный, (6)7—12 мм дл. . . . . 3.
— Венчик мелкий, 4—6 мм дл. . . . . 4.
3. Зубцы прицветных листьев острые и остистые, крупные и широкие, различным образом изогнутые . . . . 63. *E. macrodonta.*
— Зубцы прицветных листьев острые, но не остистые, некрупные и узкие, прямые . . . 62. *E. alboffii.*
4. Зубцы прицветных листьев остистые. Боковые побеги отсутствуют или имеется 1—2 боковых побега . . . . 71. *E. woronowii.*
— Зубцы прицветных листьев тупые или острые. Имеется несколько пар боковых побегов . . . . . 5.
5. Прицветные листья голые с короткими щетинками лишь по краю листа. Узлы соцветия сильно расставлены . . . . 64. *E. kemulariae.*
— Прицветные листья опушены с обеих сторон короткими щетинками. Узлы соцветия сближенные . . . . 69. *E. sevanensis.*
6. Венчик крупный, 7—12 мм дл. . . . . 7.
— Венчик мелкий и средний, 4—6(7) мм дл. . . . . 8.
7. Зубцы прицветных листьев острые. Железистое опушение стебля, если и присутствует, то развито слабо, представлено железками на 1—2-клеточных ножках. Венчик 8—12 мм дл. . . . . 65. *E. petiolaris.*
— Зубцы прицветных листьев тупые. Железистое опушение стебля сильно развито, представлено железками на многоклеточных ножках. Венчик 7—9 мм дл. . . . . 66. *E. adenocaulon.*
8. Основание прицветных листьев клиновидное. Узлы соцветия сильно расставлены . . . . 9.
— Основание прицветных листьев округлое. Узлы соцветия сближены . . . . . . 70. *E. daghestanica.*
9. Венчик 4—5 мм дл. . . . . 67. *E. ossica.*
— Венчик 6.5—8.5 мм дл. . . . . 68. *E. lebardensis.*

Благодарности

Автор статьи выражает глубокую благодарность рецензентам, взявшим на себя труд по прочтению рукописи, за их ценные замечания и комментарии, а также сотрудникам и кураторам перечисленных выше гербариев, друзьям и коллегам, предоставившим материал для изучения, оказавшим неоценимую помощь и поддержку в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гришина Е. И. Род очанка — *Euphrasia* L. // Флора Сибири / Под ред. А. В. Положий, Г. А. Пешковой. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 54—62.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Иванина Л. И. Euphrasia L. // Растения Центральной Азии. Л., 1970. Т. 5. С. 144—146.

Иванина Л. И. Euphrasia L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. СПб., 1991. Т. 5. С. 359—363.

Кемулариа-Натадзе Л. М. Euphrasia L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 7. С. 597—618.

Кемулариа-Натадзе Л. М. Euphrasia L. // Флора Кавказа / Под ред. А. А. Гроссгейма. М.; Л., 1967. Изд. 2. Т. 7. С. 530—538.

Кемулариа-Натадзе Л. М. Euphrasia L. // Флора Азербайджана. Баку, 1957. Т. 7. С. 518—528.

Положий А. В., *Балашова В. Ф.* Типы таксонов в Гербарии им. П. Н. Крылова. Томск, 1989. 48 с.

Попова Т. Н. Euphrasia L. // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 8. С. 329—334.

Попова Т. Н. Сем. *Scrophulariaceae* Juss. / Под ред. В. И. Грубова. Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова. СПб., 2000. С. 216.

Попова Т. Н. Типовые образцы таксонов семейств *Scrophulariaceae*, *Aceraceae*, *Melanthiaceae*, *Trilliaceae* флоры Японии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) // Новости сист. высш. раст. СПб., 2003. Т. 35. С. 234.

Попова Т. Н., Силантьева Н. А. Типовые образцы кавказских видов рода *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*), хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 69—72.

Сергиевская Л. П. Западно-сибирские представители рода *Euphrasia* L. // Тр. Биол. НИИ Томск. гос. ун-та. 1935. Т. 1. С. 66—93.

Силантьева Н. А. Таксономические заметки о подсекции *Angustifoliae* (Wettst.) Jørg. секции *Euphrasia* рода *Euphrasia* L. (*Scrophulariaceae*) // Новости сист. высш. раст. СПб., 2003. Т. 35. С. 170—173.

Цвелёв Н. Н. О некоторых видах очанок (*Euphrasia* L.) европейской части СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1980. Т. 17. С. 228—233.

Цвелёв Н. Н. Euphrasia L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 268—281.

Юзепчук С. В. Заметки о некоторых очанках русской флоры: I Об *Euphrasia minima* Auct fl. Cauc. // Бот. матер. Герб. Гл. бот. сада. 1923. Т. 6. Вып. 8. С. 1—5.

Юзепчук С. В. Euphrasia taurica Ganesch. // Список растений Гербария флоры СССР. 1949. Т. 11. С. 152.

Юзепчук С. В. Euphrasia L. // Флора СССР. М.; Л., 1955а. Т. 22. С. 557—640.

Юзепчук С. В. Описания некоторых новых очанок флоры СССР // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та АН СССР. Л., 1955б. Т. 17. С. 357—375.

Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. 1—30. М.; Л., 1964. 262 с., с картой.

Barker W. R. Taxonomic studies in *Euphrasia* L. A revised infrageneris classification, and a revision of the genus in Australia // J. Adelaide Bot. Gard. 1982. Vol. 5. 304 p.

Britton N. L., Brown A. An illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions. 1913. Ed. 2. Vol. 3. P. 217—218.

Greuter W. et al. International code of botanical nomenclature (Saint Louis code): adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St. Louis, Missouri, July—August 1999. Köngstein, 2000. 474 p.

Jalas J., Kukkonen I. Typification of the taxa of *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*) described by finnish botanists // Ann. Bot. Fenn. 1973. Vol. 10. P. 27—42.

Chabert A. Les *Euphrasia* de la France // Bull. Herb. Boiss. Sér. 2. 1902. T. 2. P. 517.

Freyn J. Plantae Karoanae amuricae et zeaënsae // Österr. Bot. Zeitschr. 1902. Bd 52. S. 396—408.

Jørgensen E. Die *Euphrasia*-Arten Norwegens // Bergens Mus. Aarb. 1916—1917. Kristiania. 1919. Bd 5. H. 2. 337 S.

Karlsson T. E. Euphrasia rostkoviana i Sverige // Växtekol. Stud. 1982. Vol. 15. 42 p.

Karlsson T. E. The evolutionary situation of *Euphrasia* in Sweden // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. 1986. Vol. 27. N 2. P. 61—71.

Pugsley H. W. A revision of the British *Euphrasia* // J. Linn. Soc. London (Bot.) 1930. Vol. 48. P. 467—544.

Pugsley H. W. Enumeration of the species of *Euphrasia* L. sect. *Semicalcaratae* Benth. // J. Bot. 1936. Vol. 71. P. 273—288.

Schagerström J. A. Conspectus vegetationis Uplandicae. Uppsala, 1845. Pars. 4. P. 56—57.

Schaeftlein H. Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Euphrasien. I: Der taxonomische Wert der drüsigen Behaarung // Phyton. 1967. Vol. 12. P. 48—90.

Sell P. D., Yeo P. F. A revision of the North American species of *Euphrasia* L. (*Scrophulariaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 63. P. 189—234.

Silverside A. J. The identity of *Euphrasia officinalis* L. and its nomenclatural implications // Watsonia. 1991. Vol. 18. P. 343—350.

Smejkal M. Zum Problem der Artenstehung und taxonomischer Bewertung der Saisonvikariisten in der Gattung *Euphrasia* // Spisy Přir. Fak. Univ. v. Brně. 1963/1964. Vol. 442. P. 169—193.

Vitek E. Evolution alpiner Populationen von *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*): Die mittel bis kleinblütigen, drüsenhaarigen Arten // Pl. Syst. Evol. 1985. Vol. 148. P. 215—237.

Wettstein R. Die Arten der Gattung *Euphrasia*, I // Österr. Bot. Zeitschr. 1894. Bd 44. S. 135.

Wettstein R. Monographie der Gattung *Euphrasia*. Leipzig, 1896. 316 S.

Wiinstedt K. Euphrasia glabrescens (Wettst.) Wiinst. nov. sp. (*E. curta* Fr. v. *glabrescens* Wettst.) // Bot. Tidsskr. 1946. Vol. 48. P. 101—103.

Yeo P. F. Euphrasia L. / T. G. Tutin et al. (eds). Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 257—266.

Yeo P. F. Partial Account of *Euphrasia* in Turkey and the Caucasus. 1976. 47 p. (ined.).

Yeo P. F. A taxonomic revision of *Euphrasia* in Europe // Bot. J. Linn. Soc. 1978a. Vol. 77. P. 223—334.

Yeo P. F. Euphrasia L. / Ed. by P. H. Davis. Flora of Turkey. Edinburgh, 1978b. Vol. 6. P. 756—763.

SUMMARY

As the result of taxonomic revision, which included examination of herbarium materials, field studies and numerical analysis of taxonomic characters of the species concerned, a list of 73 *Euphrasia* species occurring in Russia was produced. All species are treated as geographic races with 69 of them being united into 16 aggregate-species (aggregates) to show the groups of more closely related species with overlapping (to a different extent) morphological characters. Two new subsections and 5 new combinations also in the rank of subsection are proposed within the section *Euphrasia*. A new species *E. wettsteinii* Gussarova is described. Eight lectotypes are designated. The species recorded in the study territory for the first time are: *E. campestris* Jord., and the aggregate-species *E. borealis* (Towns.) Wettst., *E. jaeschkei* Wettst., *E. schlagintweitii* Wettst., *E. minima* Jacq. ex DC and *E. subpetiolaris* Pugsley.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 470.57

© А. Р. Ишбирдин, И. В. Суюндуков, М. М. Ишмуратова, И. В. Ильина

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ ФЛОРЫ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

A. R. ISHBIRDIN, I. V. SUJUNDUKOV, M. M. ISHMURATOVA, I. V. ILJINA.
NEW LOCALITIES OF SOME RARE SPECIES OF THE FLORA OF BASHKORTOSTAN REPUBLIC

Сибайский институт Башкирского государственного университета
453738 Сибай, ул. Белова, 21
Факс (34775) 3-91-50
E-mail: ishbirdin@mail.ru

Поступила 07.02.2004
Окончательный вариант получен 25.11.2004

Приведены сведения о новых местонахождениях в Башкортостане 14 редких видов сосудистых растений; 1 вид — *Gagea bulbifera* указывается для этой территории впервые. Для большинства видов отмеченные местонахождения приурочены к границе их распространения на Южном Урале.

Ключевые слова: флористические находки, редкие виды, Южный Урал, Башкортостан.

При проведении ценопопуляционных и геоботанических исследований в 1999—2003 гг. нами были выявлены новые местонахождения некоторых редких видов флоры Республики Башкортостан (РБ). Маршрутные исследования охватили восточные и юго-восточные районы республики в пределах горно-лесной зоны (Бурзянский, Белорецкий, Учалинский, Абзелиловский, Баймакский, Хайбуллинский районы) и степной зоны Зауралья (Баймакский р-н). В настоящем сообщении приводятся сведения о видах, местонахождения которых в республике крайне редки или составляют краевые популяции в пределах ареала вида на Южном Урале, а также имеющих высокий природоохранный статус (включен в Красные книги, рангом выше республиканской). Гербарные образцы видов, отмеченные звездочкой (*), переданы в Гербарий Института биологии Уфимского научного центра РАН (ИБ УНЦ РАН), по другим видам гербарные материалы не отбирались.

Botrychium lunaria (L.) Sw. — Вблизи д. Ихсаново (Учалинский р-н) на выпасаемом опушечном лугу, 25 VI 1999, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова, И. Суюндуков. Редкий вид флоры Республики Башкортостан, известны единичные местонахождения (Красная..., 2001).

**Botrychium virginianum* (L.) Sw. — В 2 км к западу от с. Кирябинское (Учалинский р-н), сосняк сфагновый (*Sphagnum girgensohnii*), 28 VI 1999, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова, И. Суюндуков. Редкий вид, известно единственное местонахождение на территории республики — окрестности с. Купченеево Ермекеевского р-на Республики Башкортостан (Красная..., 2001).

**Cypripedium calceolus* L. — Широко распространен в Предуралье и на Южном Урале. Мы приводим местонахождения уникальные в природоохранном аспекте (1) или находящиеся на краю ареала (2, 3).

1. В 2 км к западу от с. Кирябинское (Учалинский р-н), сосняк сфагновый (*Sphagnum girgensohnii*), 28 VI 1999, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова, И. Суюндуков. Популяция крупная, насчитывает несколько тысяч особей.

2. В 2 км к западу от с. Баимово (Баймакский р-н), березняк разнотравно-вейниковый, выпасаемый, 14 VII 2001, М. Набиуллин, И. Суюндуков. Популяция из 10 особей.

3. В 4 км к северо-западу от с. Старый Сибай (Баймакский р-н), березняк разнотравно-злаковый на плоской вершине сопки восточных предгорий хр. Ирандык, 15 VI 2002, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова. Популяция из 4 особей.

**Cypripedium guttatum* Sw. — По сборам, хранящимся в гербарии ИБ УНЦ РАН, для исследованной нами территории было известно всего одно местонахождение. Нами выявлено 4 новых местонахождения этого вида.

1. В 1 км к востоку от с. Кутаново (Бурзянский р-н, национальный парк «Башкирия»), сосняк осоково-злаковый зеленомошный с примесью липы и березы на крутом северо-западном склоне горы, 15 VI 2001, И. Суюндуков, А. Магафуров, М. Набиуллин. Местонахождение является одним из южных пунктов распространения вида на Южном Урале. Ранее вид отмечался в окрестностях с. Кананикольское Зилаирского р-на Республики Башкортостан (Мамаев и др., 1998). Популяция представлена 67 особями.

2. В 3 км к юго-западу от с. Кирябинское (Учалинский р-н), березняк ракитниковый с примесью сосны на северо-западном пологом склоне горы Бирсинская, 22 VI 2001, И. Суюндуков, М. Набиуллин. Популяция представлена скоплениями в виде 2 пятен из 262 растений.

3. В 2 км к югу от с. Кирябинское (Учалинский р-н), сосняк зеленомошный костянично-вейниковый, 23 VI 2001, И. Суюндуков, М. Набиуллин, А. Ермакова, А. Мугафуров. Популяция насчитывает около 600 растений.

4. Плато горы Куркак (Абзелиловский р-н), редкостойный березняк вейниково-коротконожковый, подвергается рекреации, 17 VII 2000, А. Ишбирдин, И. Суюндуков. Местонахождение на восточном пределе ареала вида на Южном Урале, граничащем со степной зоной Зауралья. Популяция насчитывает несколько тысяч растений.

**Malaxis monophyllos* (L.) Sw. — 3 км восточнее с. Учалы (Учалинский р-н), березняк коротконожковый, 08 VII 2000, А. Ишбирдин, И. Суюндуков. На территории республики известен по гербарным сборам всего из 3 пунктов в Белорецком и Абзелиловском районах (Красная..., 2001). Отмеченное местонахождение находится на восточной границе ареала вида на Южном Урале.

Goodyera repens (L.) R. Br. — В 3 км восточнее с. Учалы, березняк коротконожковый, 08 VII 2000, А. Ишбирдин, И. Суюндуков. Известен в горно-лесной и лесной зонах севера Республики Башкортостан. Пункт нахождения в пределах зауральского лесостепного района является восточной границей распространения вида на Южном Урале. Обнаружены единичные растения.

**Corallorrhiza trifida* Châtel. — В 1 км к северо-западу от д. Кусеево (Баймакский р-н) березово-ольховый заболоченный пойменный лес, 26 VI 2003, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова. Отмечается для северных районов Башкирского Предуралья и горно-лесной зоны Южного Урала. Данное местонахождение самое южное из известных на Южном Урале, граничит со степной зоной Зауралья. Отмечены единичные особи.

Listera cordata (L.) R. Br. — В 2 км к западу от с. Кирябинское (Учалинский р-н), сосняк сфагновый (в одном сообществе с *Cypripedium calceolus* — местонахождение 1), 28 VI 1999, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова, И. Суюндуков. Местонахождения в Республике Башкортостан немногочисленны, отмечается для наиболее возвышенных хребтов Южного Урала. Популяция приурочена к предгорьям, насчитывает до тысячи особей.

L. ovata (L.) R. Br. — В 2 км к западу от с. Кирябинское, сосняк сфагновый (в одном сообществе с *Cypripedium calceolus* — местонахождение 1), 28 VI 1999, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова, И. Суюндуков. Местонахождения в Республике немногочисленны, вид встречается преимущественно в Предуралье. В Зауралье Республики Башкортостан до настоящего времени вид отмечался только в окрестностях с. Бахтигареево (Баймакский р-н). Популяция малочисленная, насчитывает всего 12 особей.

Platanthera bifolia (L.) Rich. — на территории Республики Башкортостан встречается повсеместно, кроме степной зоны южного Зауралья (Определитель..., 1988). Представляют интерес находки этого вида на юго-восточных и южных границах его распространения на Южном Урале.

1. В 1.5 км восточней д. Янтышево (Хайбуллинский р-н), березняк разнотравно-вейниковый на северо-западном склоне горы, 05 VII 2003, Г. Бускунова, Ф. Байназаров, Ф. Бикимиров, А. Пушкарев. Это самое южное местонахождение вида в РБ в пределах юго-восточной границы распространения широколиственных лесов на Южном Урале. Отмечено несколько особей.
2. В 1 км к северо-западу от д. Кусеево (Баймакский р-н), поляна среди березовой колки, сообщество подвергается сильному выпасу, 26 VI 2002, М. Ишмуратова. Обнаружена одна цветущая особь.

**Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb. — В 1 км к западу от с. Старый Сибай (Баймакский р-н), на участке горной степи и на замшелых скальных террасах на восточном и северо-восточном склонах сопки, 01 V 1999, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова. Вид не указан для флоры Башкортостана. Популяция многочисленная, имеет активное вегетативное возобновление, особенно на незадерненном субстрате из продуктов выветривания.

**Allium nutans* L. — В 13 км к северо-северо-востоку от с. Туркменово (Баймакский р-н) петрофитные ковыльно-разнотравные степные сообщества вершин сопок и разнотравно-ковыльные сообщества склонов и подножий сопок, 07 2003, И. Ильина, А. Татлыбаева, А. Ишбирдин. Немногочисленные местонахождения вида ранее были отмечены в пределах степной зоны в восточных предгорьях хр. Крыкты (Абзелиловский р-н) (Красная..., 2001; Мулдашев, 2003). Обнаруженная нами популяция является самой южной из известных на Южном Урале. Популяция многочисленная, до нескольких сот клонов.

Iris pumila L. — В 1 км к северо-западу от с. Баишево (Баймакский р-н), на участке интенсивно выпасаемой петрофитной степи на юго-восточном склоне горы, территория историко-археологического и ландшафтного музея-заповедника «Ирандык», 25 VI 2003, И. Суюндуков. Основная часть популяций приурочена к предгорьям южного Предуралья. Местонахождение является самым северным из выявленных в Зауралье Республики Башкортостан. Отмечены единичные особи.

**Pedicularis sceptrum-carolinum* L. — В 2 км к западу от с. Кирябинское (Учалинский р-н), сосняк сфагновый (в одном сообществе с *Cypripedium calceolus* — местонахождение 1), 28 VI 1999, А. Ишбирдин, М. Ишмуратова, И. Суюндуков.

По итогам исследований участок заболоченного сосняка в окрестностях с. Кирябинское (Учалинский р-н), являющийся местом произрастания таких редких для флоры Южного Урала видов, как *Botrychium virginianum*, *Cypripedium calceolus*, *Corallorrhiza trifida*, *Listera cordata*, *L. ovata*, *Platanthera bifolia*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Rubus chamaemorus*, включен в систему охраняемых природных территорий Республики Башкортостан — проектируется памятник природы.

Благодарности

Работа выполнялась при финансовой поддержке Академии наук Республики Башкортостан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Уфа, 2001. 280 с.

Мамаев С. А., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Распространение редких видов сем. *Orchidaceae* на Урале в связи с проблемами их охраны // Экология и акклиматизация растений. Екатеринбург, 1998. С. 26—40.

Мулдашев А. А. Флористические находки в Башкортостане (Россия) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 120—129.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. 316 с.

SUMMARY

Data on new localities of 16 rare plant species in Bashkortostan are given.

УДК 581.9 (571.16) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 7

© А. Л. Эбель

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

A. L. EBEL. ADDITIONS TO THE FLORA OF TOMSK REGION

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Факс (3822)529601
E-mail: tv-ebel@yandex.ru
Поступила 15.12.2004

Приводятся сведения о местонахождениях 12 видов, новых для флоры Томской области. Указаны новые местонахождения 6 редких в области видов растений, а также 6 видов, включенных в «Красную книгу Томской области» (2002). Рассмотрены вопросы экологии и биологии отдельных видов (*Geum urbanum*, *Glyceria notata*, *Scrophularia umbrosa* и др.).

Ключевые слова: Томская область, флора, новые и редкие виды, Гербарий им. П. Н. Крылова.

Изучение местной флоры является одним из традиционных направлений исследований для томской ботанической школы. Основатель Гербария, впоследствии получившего его имя, П. Н. Крылов, приехав в августе 1885 г. в Томск для работы в еще строящемся тогда Томском университете, практически с первых дней приступил к изучению флоры города и его окрестностей. Так, в письме к одному из своих казанских товарищей П. Н. Крылов писал следующее: «Университетское место является пока, впрочем ненадолго, почти девственным; в три экскурсии я собрал на нем более 300 видов туземной флоры» (Сергиевская, 1951: 13); в письме С. И. Коржинскому он сообщал: «Гербаризацией занимался только по праздникам. Сделал 4 экскурсии в более отдаленные места и ходил по ближайшим окрестностям» (там же: 14). Впоследствии П. Н. Крылов наряду с получившими широкую известность экспедициями на Алтай совершил несколько поездок по территории Томской обл. (в современных границах), в том числе и в ее северные районы. Флористические исследования в Томской обл. проводили именитые современники П. Н. Крылова (например, В. В. Сапожников — в Чаинском р-не), его ученики (Л. П. Сергиевская — главным образом в окр. Томска) и многочисленные последователи (прежде всего — А. В. Положий, М. Ф. Елизарьева, Н. Ф. Вылцан). В настоящее время эту работу продолжают сотрудники кафедры ботаники Томского государственного университета, Гербария им. П. Н. Крылова, Сибирского ботанического сада. Основные итоги изучения флоры Томской обл., полученные в результате кропотливого труда нескольких поколений томских ботаников, были опубликованы в ряде обобщающих работ (Положий, 1953; Положий и др., 1985; Пяк, 1992, 1994; Вылцан, 1994; Мерзлякова, 2000; Пяк, Мерзлякова, 2000; Лапшина, 2003), а также во многих статьях, заметках и т. п. В Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) хранятся богатейшие и поистине бесценные материалы по флоре области, причем до сих пор далеко не полностью обработанные и опубликованные.

Автором настоящего сообщения изучение флоры Томской обл. проводится с 1994 г. За десятилетний период было сделано много интересных флористических находок, как аборигенных, так и адвентивных видов растений (Мульдияров и др., 1996; Эбель, 1997, 1998, 2000). Ниже приводятся некоторые результаты изучения флоры области (главным образом, ее южных районов), полученные в результате полевых исследований и критического пересмотра фондовых гербарных материалов (ТК). Латинские названия большинства видов даны по 14-му тому «Флоры Сибири» (Лукманова, Доронькин, 2003), названия злаков и отсутствующих во «Флоре

Сибири» видов — по работе Н. Н. Цвелёва (2000). В случаях, когда коллектором является автор статьи (А. Л. Эбель), фамилия при цитировании образцов не указана. Гербарные экземпляры хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова, дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Новые для Томской области виды растений

Приводим виды, впервые отмеченные для территории области или не учтенные в современных обобщающих сводках (Вылцан, 1994; Флора Сибири, 1987—2003).

Diphaziastrum × *zeilleri* (Rouy) Holub — Молчановский р-н, окр. Усть-Тярма — 57°56′ с. ш. и 84°23′ в. д. Берег р. Пуданги. Кустарники. 23.07.1958. В. Н. Сипливинский (в пачке с *Lycopodium complanatum* L.; переопределен в 1971 г. А. Г. Бобровым как *D. tristachyum* (Pursh) Rothm., а в 1991 г. Н. И. Науменко — как *D.* × *zeilleri*).

Вид имеет гибридное происхождение (*D. complanatum* (L.) Holub × *D. tristachyum*). Первый из родительских видов широко распространен в Сибири, второй указывается для южного Зауралья (Науменко, 1994; Науменко, Иваненко, 1999). Сам же *D.* × *zeilleri* не был включен в сводку «Флора Сибири», но приводится для Томской и Новосибирской областей (без указания конкретных местонахождений) в статье Ю. И. Иваненко и Н. Н. Цвелёва (2004).

Glyceria notata Chevall. (*G. plicata* (Fries) Fries). — Сев. окраина Томска, по берегу озерца. 05.08.1995. А. И. Пяк, А. Л. Эбель, Н. А. Рудая; вост. окр. Томска, между пос. Степановка и Академгородком, березовый лес, по краю лужи на грунтовой дороге. 27.06.1996; сев.-вост. окр. Томска, долина левого притока р. Мал. Киргизка, сырой участок вдоль тропы возле ее пересечения с ручьем. 20.06.2004; там же, заросли кустарников, сырое мезопонижение. 27.07.2004; вост. окрестности Томска, долина ручья — правого притока р. Ушайки, вблизи Лесного озера, возле родника. 28.06.2004; там же, Лесное озеро, по берегам и на мелководье. 31.08.2004; Томский р-н, окр. с. Новомихайловка, заболоченный луг по опушке березового леса, возле грунтовой дороги. 05.08.2004.

В Сибири вид относится к группе неморальных реликтов (Положий, Крапивкина, 1985; Лащинский, 2000). Действительно, почти все известные сибирские местонахождения *G. notata* приурочены к гумидным низкогорным районам, славящимся обилием третичных реликтов — Горная Шория, Салаир, Северный и Западный Алтай. Являясь прибрежно-водным растением, *G. notata* может, вероятно, расселяться с помощью водоплавающих птиц. По крайней мере такой способ отмечен у близкого вида *G. fluitans* (L.) R. Br., диаспоры которого обнаружены в иле, прилипшем к поверхности тела птиц (Левина, 1957). Не исключено, что в Томской обл. вид появился сравнительно недавно и в настоящее время довольно активно здесь расселяется (по-видимому, не без невольного участия человека). По наблюдениям 2003—2004 гг., вид нередко встречается в северных и восточных окрестностях Томска — всего здесь выявлено около 10 местонахождений. При этом в большинстве случаев он встречался в непосредственной близости от сырых тропинок и грунтовых дорог, мест купания и т. п. Вероятно, диаспоры *G. notata* (заключенные в цветковые чешуи плоды, легко осыпающиеся при созревании) прилипают вместе с сырой почвой («грязью») к подошвам ног и колесам машин. Для юга Дальнего Востока России вид приводится как заносное растение (Пробатова, 1985), что тоже может служить косвенным подтверждением нереликтового характера по крайней мере некоторых местонахождений *G. notata* в Южной Сибири.

Juncus articulatus L. — вост. окр. Томска, правобережье р. Ушайки (правый приток Томи), сырой луг по берегу озерца. 04.07.2004; южные окр. Томска, правый берег р. Томи, ключевое болотце. 29.09.2004.

Циркумбореальный вид, распространенный в пределах Западной Сибири в более южных районах. Ближайшие известные местонахождения — на востоке Новосибирской обл. (Ковтонюк, 1987; Определитель..., 2000). Близкие виды *J. alpinoarticulatus* Chaix и *J. atratus* Krocker встречаются изредка на юге Томской обл.

Thalictrum appendiculatum C. A. Mey. — между с. Кожевниковым и Уртамом (Томск). Южные склоны. 22.07.1886. Собр. П. Крыловым; окр. Томска. Заливные луга по левому берегу р. Томи, против города. 11.07.1924. Л. Сергиевская (оба листа — в пачке с *T. minus* var. *nanum* Lecoyer.; определены как *T. appendiculatum* в 1988 г. Н. Г. Фризеном); Томский р-н, 2 км на запад от с. Киргизка, южный луговой склон по опушке сосново-березового леса. 09.08.2004.

Лугово-степной вид, широко распространенный на юге Сибири; ближайшие местонахождения — в степных районах Новосибирской обл. (Фризен, 1993; Определитель..., 2000).

Geum urbanum L. — Томск, парк «Университетская роща», вдоль тропинок 03.07.2003; сев.-вост. окр. Томска, березово-сосновый лес. 29.06.2004; там же, долина ручья — левого притока р. Мал. Киргизка, осиново-березовый лес с крапивой двудомной. 28.06.2003; 14.06.2004; там же (ниже по течению), березово-сосновый лес. 05.07.2003.

Вид был указан для области во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1933), однако отсутствует во «Флоре Сибири». В ТК под названием *G. urbanum* хранятся сборы из Томской, Кемеровской, Тюменской и Восточно-Казахстанской областей. Все они относятся к мезофильной слабо опушенной форме *G. aleppicum* Jacq., как совершенно справедливо указано во «Флоре Сибири» (Выдрина, 1988). Вероятно, автор «Флоры Западной Сибири» все же сомневался в правильности своих определений: к пачке с *G. urbanum* прикреплена следующая записка П. Н. Крылова: «Форма, приближающаяся к *G. urbanum*. Опушение верхнего членика столбика, форма лепестков, опушение цветоложа, однако, как у *G. strictum.* Длина верхнего придатка столбика непостоянна» (во «Флоре Западной Сибири» под названием *G. strictum* Aiton фигурирует *G. aleppicum*. — А. Э.). Вместе с тем среди дублетных сборов обнаружены экземпляры настоящего *G. urbanum*, собранные в Западном Алтае (окр. Колыванского озера) В. Титовым в 1913 г. Нами этот вид был собран в июне—июле 2002 г. также в низкогорьях Зап. Алтая — в Курьинском р-не Алтайского края и в окр. Усть-Каменогорска Восточно-Казахстанской обл. Кроме того, в Гербарии им. П. Н. Крылова имеются сравнительно свежие сборы *G. urbanum* из Восточно-Казахстанской обл. (хр. Холзун, среднее течение р. Хамир. А. С. Ревушкин и др., 1985 г.). Учитывая достаточно выраженную связь *G. urbanum* с европейскими широколиственными лесами (Петухова, 2000), а также приуроченность сибирских местонахождений к относительно гумидным предгорьям и низкогорьям, можно предположить реликтовый характер вида в пределах Сибири. С другой стороны, принимая во внимание особенности распространения плодов гравилата (эпизоохория в широком смысле, и особенно эффективно — на одежде людей), нельзя исключать и возможность сравнительно недавнего проникновения этого вида на юг Западной Сибири. От близкого вида *G. aleppicum*, широко распространенного в Сибири, *G. urbanum* отличается, кроме морфологических особенностей, более ранними сроками цветения и плодоношения (по наблюдениям, проведенным в 2002—2004 гг. в окр. Томска и в Западном Алтае, *G. aleppicum* зацветает тогда, когда у *G. urbanum* имеются уже более или менее сформированные плоды).

Geum × *intermedium* Ehrh. — сев.-вост. окр. Томска, сосново-березовый лес. 16.06.2002; там же, долина ручья — левого притока р. Мал. Киргизка, осиново-березовый лес с крапивой двудомной. 28.06.2003; там же, по берегу ручья. 03.06.2004; там же. 14.06.2004.

Относительно устойчивый гибрид (*G. rivale* L. × *G. urbanum*), данные о фертильности которого в Восточной Европе существенно различаются у разных авторов (Цвелёв, 2000; Камелин, 2001). По нашим наблюдениям в окр. Томска, у *G.* × *intermedium* формируются вполне нормальные плоды. Популяции его встречаются здесь как в сообществах с присутствием обоих родительских видов, так и при отсутствии одного из них. Успешной гибридизации способствует, вероятно, помимо прочих факторов, совпадение сроков цветения обоих родительских видов. *G.* × *intermedium* был собран нами в 2003 г. также в Западном Алтае (Третьяковский р-н Алтайского края). Прежнее указание вида для Томской обл. (Крылов, 1927—1949), основанное на сборе Л. П. Сергиевской из южных окр. Томска (TK!), относится к другому гибриду — *G. aleppicum* × *G. rivale* (*G.* × *meinshausenii* Gams), изредка встречающемуся на юге области. В окр. Томска отмечен еще один редкий гибрид — *G. aleppicum* × *G. urbanum* (*G.* × *spurium* Fisch. et Mey.).

Lavatera thuringiaca L. — Томский р-н, окр. с. Батурино, Ларинский заказник, низовья р. Тугояковка (правый приток р. Томи) — в 5—6 км выше устья, в зарослях *Garagana frutex* по южному склону. 12.07.2004.

Находка является вполне закономерной и предсказуемой: ближайшее известное местонахождение этого преимущественно евросибирского лесостепного вида — с. Варюхино (Крылов, 1927—1949) расположено на левобережье Томи, всего в 15 км на юго-запад от места нашего сбора, но уже на территории Кемеровской обл.

Hypericum maculatum Crantz. — окр. Томска, между Михайловкой и Ворониной. Лесные луга. 13.07.1941. С. Винская, Л. Косова, М. Чулинова (в пачке *H. perforatum* L.); Томская обл., Асиновский р-н. Окр. д. Новиковка. Суходольный луг в долине р. Кутатки. 12.07.1962 (6 листов, определен в 1963 г. Л. П. Сергиевской как *H. quadrangulum* L., а один лист подписан в 1994 г. Н. В. Власовой как *H. maculatum*); восточные окр. Томска, вблизи стадиона «Кедр», березовый лес. 14.07.2004. Т. В. и А. Л. Эбель; сев. окр. Томска, левобережье р. Мал. Киргизка, сырой луг на вырубке под ЛЭП. 18.07.2004; там же, правый борт долины левого притока р. Мал. Киргизка, опушка сосново-березового леса в придолинной части склона. 27.07.2004. Томский р-н, долина р. Мал. Киргизка, между ж.-д. станциями Томск-Северный и Копылово, высокотравный луг. 23.07.2004, окр. с. Новомихайловка, опушка осиново-березового леса. 05.08.2004; между с Киргизка и пос. Светлый, опушка березового леса. 09.08.2004; окр. с. Кузовлево, суходольный луг на просеке под ЛЭП. 11.08.2004.

Евросибирский вид с дизъюнктивным ареалом. В Западной Сибири (в границах «Флоры Сибири») известны местонахождения на восточном склоне Северного Урала — в Ханты-Мансийском автономном округе и на юге Тюменской обл. (Крылов, 1927—1949; Власова, 1996; Красная..., 2003). Восточнее вид был отмечен на юге Красноярского края — на западной окраине Енисейского кряжа и в Западном Саяне (Серых, 1977; Степанов, 1994) и как вероятно заносное растение — на юге Бурятии (Власова, 1996). Таким образом, большинство естественных местонахождений вида в Сибири расположено в низкогорных и предгорных районах. В Томской обл. *H. maculatum* распространен в пределах Томского кряжа — крайнего северного отрога Кузнецкого нагорья. Вероятно, здесь этот вид является довольно обычным опушечно-луговым растением: только в окр. Томска отмечено более 10 популяций, причем в некоторых из них вид представлен довольно значительным числом особей. Местонахождения в Томской обл. (выше приведены лишь те из них, где были сделаны гербарные сборы) в некоторой степени заполняют западносибирский разрыв ареала *H. maculatum*.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtzev. — около д. Кожевниковой на р. Шагарке (Томск). Болотистая тайга. 26.07.1886. Собр. П. Крыловым; окр. г. Томска. Собр. госпожою Тюменцевой [без даты] (оба листа под названием *Pyrola secunda* L. β *obtusata* Turcz.).

Гипоарктомонтанный вид, редкий в лесной зоне Западной Сибири, где встречается преимущественно на лесных болотах (Лапшина, 2003). Ближайшие известные местонахождения — на Салаирском кряже (Определитель..., 2000).

Scrophularia umbrosa Dumort. — Томский р-н, окр. с. Батурино, Ларинский заказник, низовья р. Тугояковка — 7—8 км выше устья, по руслу ручья — правого притока. 11.07.2004 (единичные экземпляры); там же, в 4—5 км выше устья Тугояковки, по руслу ручейка. 12.07.2004 (заросли).

Довольно редкий в Северной Азии вид. В Сибири расположен относительно небольшой, вероятно, реликтовый участок ареала *S. umbrosa*; здесь вид приурочен к горным и предгорным районам Алтая, Салаира, Горной Шории, Кузнецкого Алатау, Восточного Саяна. Известны немногочисленные местонахождения в Республике Алтай, Алтайском крае, Кемеровской и Новосибирской областях, на юге Красноярского края, в Республике Хакасия (Крылов, 1927—1949; Положий, 1996; Красная..., 1998; Польникова, 2000; Красная..., 2002; Определитель..., 2003). Недавно вид указан для Монголии — в Котловине Больших Озер (Смирнов и др., 2003; Камелин, Дариймаа, 2004). Местонахождение в Томской обл. расположено на Томском кряже. Очевидно, здесь вид находится на северном пределе своего распространения в Азии. Поскольку истоки и среднее течение р. Тугояковка расположены в соседней Кемеровской обл., весьма вероятно нахождение *S. umbrosa* на севере этой области. Пока же в Кемеровской обл. известно единственное местонахождение в южной части — в Горной Шории (Определитель..., 2001).

Помимо морфологических признаков, *S. umbrosa* отличается от широко распространенного в Сибири *S. nodosa* L. более поздним сезонным развитием. Так, в указанных выше местонахождениях на юге Томской обл. подавляющее большинство экземпляров в начале июля находилось в стадии вегетации до цветения, и лишь единичные особи зацвели. В то же время растущие поблизости растения *S. nodosa* были уже в полном цвету и даже с молодыми плодами.

Судя по литературным данным и собственным наблюдениям (на Томском кряже и в северных низкогорьях Алтая), в Сибири *S. umbrosa* является гораздо более стенотопным, чем в Европе. Так, в Восточной Европе вид растет «в хвойных и смешанных лесах, на лугах, болотах, по берегам рек, а также как сорное в садах и на залежах» (Иванина, 1981 : 224). В сибирской же части ареала вид приурочен почти исключительно к выходам ключевых вод, нередко насыщенных карбонатами:

здесь он растет обычно по руслам и берегам ручьев с чистой водой, на ключевых болотах и т. п. Являясь редким в Сибири видом, *S. umbrosa* включен в ряд региональных Красных книг. Очевидно, нуждается в охране и на территории Томской обл.

Pilosella lydiae (Schischk. et Steinb.) Tupitzina. — Томская обл., Томский р-н. Окр. с. Киреевского. 08.07.1985. Н. Ф. Вылцан.

Вероятно, на этикетке допущена ошибка: с. Киреевское находится в Кожевниковском р-не, на правом берегу Оби. Ближайшие местонахождения этого распространенного на юге Западной Сибири вида — северные районы Новосибирской обл. (Тупицына, 1997; Определитель..., 2000).

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip. — Нарымский округ. Дол. р. Тыма. Вальжеканак — 60° с. ш. и 52°40′ в. д. Приречные луга. 15.08.1939. М. Ф. Жаркова и Н. П. Садовская.

Циркумполярный гипоарктический вид, заходящий на север лесной зоны. Местонахождение вида в Томской обл., в подзоне северной тайги, казалось бы, значительно удалено от основной части ареала: в пределах Западной Сибири вид указан для Ямало-Ненецкого автономного округа и северо-запада Ханты-Мансийского автономного округа — к северу от 64° с. ш. (Болдырева, 1997). В ТК имеются сборы *T. bipinnatum* не только из северной части ХМАО (по рекам Казым, Назым), но и из юго-восточной части округа, пограничной с Томской обл. (по р. Вах, сборы В. И. Рафаелева, 1910 г.). Отметим также, что в Приенисейской Сибири вид проникает еще южнее — до 59° с. ш. (Серых, 1980). Процитированное местонахождение вида в Томской обл. было указано ранее таким образом: «...в долине р. Тыма по ручью Ванжиль-кынак» (Крылов, 1949 : 2751). На современных картах обозначен населенный пункт Ванжилькынак — это селькупский поселок (ныне уже практически нежилой), расположенный на крайнем северо-востоке Томской обл., немного ниже устья р. Ванжиль (правый приток Тыма). Название «Вальжеканак» на печатной этикетке появилось, видимо, в результате неправильного прочтения полевых записей коллекторов, или же было просто неточно записано на слух. Географические координаты, указанные на этикетке, являются весьма приблизительными — даже с учетом того, что долгота дана от Пулковского меридиана.

Новые местонахождения редких видов

Приводим новые местонахождения видов, отсутствующих в «Определителе растений Томской области» (Вылцан, 1994) или не указанных для области во «Флоре Сибири».

Polygonym volchovense Tzvelev. — Томский р-н, левобережная пойма р. Томь между с. Черная Речка и с. Тахтамышево, галечный берег реки. 18.07.2003.

Ранее этот отмельный вид был отмечен на северо-западе Томской обл. (Таран, 2001). В Сибири к подсекции *Humifusa* Tzvelev относится 3 близкородственных вида (*P. humitusum* Merk ex C. Koch, *P. glaucescens* N. Ivanova ex Tupitzina, *P. volchovense*), причем самостоятельность двух последних признается далеко не всеми исследователями. Так, О. В. Юрцева (личное сообщение) считает *P. glaucescens* полностью идентичным *P. humifusum*, а *P. volchovense* — вероятно, гибридом между *P. humifusum* и *P. aviculare* L . Гибридную природу *P. volchovense* предполагает и автор вида (Цвелёв, 1993), считая его возможными родителями *P. humifusum* и *P. neglectum* Bess. В последние годы виды группы родства *P. humifusum* обнаружены в Русском Алтае, Туве (Пяк, Эбель, 2001), Монгольском Алтае (Эбель, Рудая, 2002).

Atriplex prostrata Boucher ex DC. — Томская обл., окр. г. Колпашева. На Нюрге — протоке из Чаи в Обь. Густая заросль на крыше (земляной) бани. 11.08.1959 В. Е. Добычин; Кожевниковский р-н, напротив с. Киреевскос, по сырому берегу Оби. 07.08.1988 А. И. Пяк; Томская обл., окр. пос. Красный Яр, пионерная растительность прирусловой части поймы. Оп. № 98, 99-1, 103, 106. 11—12.08.1994 г. Е. Д. Лапшина; северная окраина Томска, по берегу озерца. 05.08.1995 А. И. Пяк, А. Л. Эбель, Н. А. Рудая; сев. окр. Томска, берег р. Мал. Киргизка вблизи ее устья. 14.08.2004.

Для Томской обл. (г. Томск) впервые указан во «Флоре Сибири». Считается, что в Сибири вид приурочен в основном к засоленным местообитаниям, иногда встречается как сорное растение (Ломоносова, 1992). В обработке р. *Atriplex* L. для Восточной Европы *A. prostrata* принят в узком смысле как галофильный вид, не проникающий в Азиатскую Россию; для Сибири здесь указан близкий вид — *A. latifolia* Wahl., являющийся сорным и прибрежно-водным растением (Медведева, 1996). Для Северо-Западной России оба вида указаны как прибрежно-сорные растения (Цвелёв, 2000). В Томской обл., как видно из приведенных местонахождений, распространение вида связано преимущественно с речными долинами. В качестве растения приречных аллювиев и галечников вид был отмечен нами и в других районах Западной Сибири — в Алтайском крае (окр. Барнаула, по берегу Оби) и в Кемеровской обл. (окр. Кемерово, по берегу Томи).

Chenopodium acerifolium Andrz. — Верховье р. Чети с притоками (восточная часть Мариинского уезда Томской губернии), на песках р. Чети. 20.07.1900. Собр. П. И. Соколов (под названием *Chenopodium album* L., позднее переопределен Л. П. Сергиевской как *C. jenisseense* Aellen et Iljin); Александровский р-н, г. Стрежевой. Пойма Оби, берег протоки. 28.09.1991. Г. Таран (NS); Томская обл., Северо-Оленье нефтяное месторождение, К-31с, песчаная отсыпка буровой. 06.08.1997. Е. Д. Лапшина, В. В. Руденко; окр. Томска, на ж.-д. насыпи между ст. Томск-II и р. Ларинка. 28.08.1996; Томск, Лагерный сад, на пустыре. 20.09.1996; юго-зап. окр. Томска, левый берег р. Томи ниже моста. 02.10.1999.

Распространение этого характерного для речных отмелей вида в Сибири выявлено недостаточно хорошо. Для Западной Сибири был указан лишь для Ханты-Мансийского автономного округа и для центральной части Томской обл.; в пределах последней были известны единичные местонахождения между 58 и 60° с. ш. (Сергиевская, 1964; Ломоносова, 1992). Перечисленные выше новые местонахождения на северо-западе области (Стрежевой, Северо-Оленье), на ее юге (Томск) и юго-востоке (р. Четь), вероятно, свидетельствуют ошироком распространении вида в Западной Сибири (в том числе и по антропогенным местообитаниям). Дополнительным подтверждением этого могут служить недавние находки *C. acerifolium* в Кемеровской обл. (Эбель, 2004) и в Республике Тыве (Пий-Хемский р-н, левобережье р. Улуг-Хем, около 15 км ниже с. Усть-Элегест, заросший травой обрывистый берег реки. 17.08.2002).

C. ficifolium Smith. — верховья р. Кети и водораздел до р. Малого Каса. Июль 1888 г. Собр. В. С. Козловским (под названием *Chenopodium album* var. *viride*); Томская обл., окр. пос. Красный Яр, пионерная растительность прирусловой части поймы, высокий уровень отмели. Оп. № 102-103. 11.08.1994. Е. Д. Лапшина; Томская обл., Первомайское нефтяное месторождение. Оп. 37, к-23. 10.08.1997. Е. Д. Лапшина, В. В. Руденко; юго-зап. окр. Томска, левый берег р. Томи ниже моста. 02.10.1999; там же, 14.10.2003; сев.-вост.-окр. Томска, золоотвал ГРЭС-2, песчаная отмель по берегу отстойника. 28.06.2003; там же, берег заливчика — подпруженного ручейка, заросли маревых на месте погибшего осинового леса. 03.09.2003; там же, 13.08.2004; Томский р-н, между селами Черная речка и Тахтамышево, левый галечный берег Томи. 18.07.2003; Томск, Лагерный сад, на пустыре. 30.06.2004; юго-зап. окр. Томска, левобережье Томи, вблизи оз. Боярское, обочина полевой дороги. 14.07.2004; сев. окр. Томска, устье р. Малая Киргизка, сырой берег реки. 14.08.2004.

Ранее в области было известно 2 местонахождения в пойме Оби (Сергиевская, 1964; Ломоносова, 1992). Иногда считается, что в Сибири *C. ficifolium* — «редкое отмельное растение, с большими разрывами в ареале» (Игнатов, 1988 : 22). Действительно, если нанести на карту все указанные во «Флоре Сибири» местонахождения — а их там всего 10 (Ломоносова, 1992), — то можно увидеть огромные разрывы между соседними точками, порою достигающие сотен километров. Согласно «Флоре Сибири», этот вид не является строго отмельным: в качестве местообитаний здесь указаны (наряду с долинами рек) огороды и обочины дорог. В Восточной Европе вид встречается чаще как сорное растение, и лишь изредка — как отмельное (Мосякин, 1996). Недавно вид обнаружен (как сорное растение) на юго-западе Алтайского края (Определитель..., 2003), а в качестве отмельного вида — на севере края (сев.-зап. окр. г. Барнаула, с. Гоньба, левый берег Оби. 14.07.2003. А. Л. и Т. В. Эбель; юго-вост. окр. Барнаула, левый берег р. Оби выше нового моста, песчаная отмель. 23.08.2003). Приведенный перечень новых местонахождений *C. ficifolium* позволяет расширить представления не только о его распространении на юге Западной Сибири, но и о его экологической пластичности, а также демонстрирует возможности современного расселения вида.

Moehringia trinervia (L.) Clairv. — Томский р-н, долина р. Мал. Киргизка, между ж.-д. станциями Томск-Северный и Копылово, березовый лес. 22.06.2004; Томский р-н, окр. с. Батурино, Ларинский заказник, низовья р. Тугояковка — 7—8 км выше устья, осыпной склон к ручью — левому притоку реки. 11.07.2004.

Во «Флоре Сибири» этот относительно редкий в Сибири вид не показан для Томской обл. Н. Ф. Вылцан (1994) приводит одно местонахождение на юге области (Шегарский р-н), подтвержденное гербарным сбором (ТК).

Campanula patula L. — сев. окр. Томска, район пос. Сосновый бор, в сосновом лесу. 30.07.2004; там же, суходольный луг на просеке под ЛЭП. 14.08.2004; Томский р-н, южные окр. с. Кузовлево, суходольный луг; там же, опушка соснового леса; там же, вырубка под ЛЭП в сосновом лесу. 11.08.2004; Томский р-н, 1 км на восток от с. Киргизка, суходольный луг. 28.08.2004.

В Томской обл. ранее был собран на юго-востоке — в Тегульдетском р-не (Вылцан, 1994; ТК!). В новейшей обработке рода *Campanula* L. для стран бывшего СССР (Викторов, 2002) этот вид указан в Сибири лишь для окр. Тюмени; вместе с тем в этой и других работах (Федоров, 1978; Цвелёв, 2000) для Западной Сибири вместо *C. patula* приводится близкий вид — *C. persicifolia* L. Указания на произрастание *C. patula* в западной части Азиатской России (в нескольких пунктах на юге Тюменской обл.) имеются во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1927—1949). Впоследствии вид был обнаружен в Курганской обл. и Республике Алтай (Олонова, 1996), в Новосибирской обл. (Лащинский, Лащинская, 1997; Челазнова, 2000). в Кемеровской обл. (Определитель..., 2001), в Алтайском крае (Определитель..., 2003). Возможно, на юге Западной Сибири этот двулетник, нередко занимающий вторичные местообитания, находится в стадии современного расселения.

Новые местонахождения видов, включенных в Красную книгу Томской области (2002)

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — Томская обл., Томский р-н, р. Щербак, карьер, на скальных выходах. В нишах скал, на перегное. 30.07.2001. Е. Я. Мульдияров, Н. Чернова.

Облигатный петрофит (Гуреева, 2001; Пяк, 2003), едва проникающий на юг Томской обл.: ранее здесь было известно одно местонахождение — скальные выходы в долине р. Тугояковка в окр. бывшей д. Ларино (Мульдияров и др., 1996; Красная..., 2002).

Dryopteris filix-mas (L.) Schott. — сев. окр. Томска, долина р. Мал. Киргизка, березово (*B. pubescens*)-еловый лес. 16.07.2004.

Весьма редкий в Томской обл., вид, известный здесь ранее из 3 местонахождений (Красная..., 2002). В новом местонахождении обнаружено всего 6 взрослых экземпляров, растущих компактной группой возле ствола березы. В Сибири вид относится к третичным реликтам (Положий, Крапивкина, 1985; Гуреева, 2001).

Gymnocarpium jessoense (Koidz.) Koidz. — Томский р-н, окр. с. Батурино, Ларинский заказник, низовья р. Тугояковка — 7—8 км выше устья, долина ручья — левого притока реки, возле русла на валежине. 11.07.2004.

Азиатский горно-лесной петрофильный вид, произрастающий в Южной Сибири преимущественно на скалах и каменистых россыпях (Гуреева, 2001; Пяк, 2003). В Томской обл., где известны единичные местонахождения в южных и западных районах, распространение вида связано в основном с лесными болотами (Красная..., 2002; Лапшина, 2003).

Schedonorus giganteus (L.) Soreng et Terrel (*Festuca gigantea* (L.) Vill.). — Томский р-н, между ж.-д. станциями Томск-Северный и Копылово, долина р. Мал. Киргизка, сырой лес. 22.06.2004; вост. окр. Томска, близ Лесного озера, смешанный лес возле родника. 28.06.2004; Томский р-н, окр. с. Батурино, Ларинский заказник, низовья р. Тугояковка — 7—8 км выше устья, долинный лес. 11.07.2004; сев.-вост. окрестности Томска, истоки ручья — левого притока р. Малая Киргизка, долинный осиновый лес. 25.07.2004.

В Красной книге приводится лишь одно местонахождение в области — на Арчекасском кряже, в пределах Зырянского р-на; однако там же на карте показаны 2 точки в Томском р-не. В перечисленных выше новых местонахождениях, расположенных на Томском кряже, вид был представлен большим числом особей — особенно в последнем, где можно было наблюдать сплошные заросли овсяницы по пересыхающему руслу ручейка. В Сибири вид относят к неморальным реликтам (Положий, Крапивкина, 1985); здесь его распространение связано почти исключительно с лесным поясом Алтае-Саянской горной области. Е. Б. Алексеев (1990) указывал на вероятность нахождения вида во всех южных областях Западной Сибири.

Trapa sibirica Flerov. — Томский р-н, между Томском и с. Черная Речка, левобережная пойма р. Томи, оз. Калмацкое. 18.07.2003.

Для Томской обл. указаны единичные местонахождения вида (под названием *Trapa natans* L.) в южных районах — Бакчарский, Тегульдетский, Чаинский (Красная..., 2002). Для Томского р-на в Красной книге вид не отмечен, однако «в окр. Томска указывалось Мессершмидтом в 1712 г.» (Крылов, 1927—1949 — 1935: 1975). Следует отметить, что экземпляр, выбранный в качестве лектотипа *T. sibirica* — «Томская губерния, оз. Чаражтуколь близ юрт Нижне-Скоблиных» (Цвелёв, 1996), был собран на территории Тегульдетского р-на Томской обл.

Artemisia latifolia Ledeb. — Томский р-н, окр. с. Батурино, Ларинский заказник, низовья р. Тугояковка, южный склон долины, остепненный луг по опушке соснового леса. 11.07.2004; сев.-вост. окрестности Томска, правый борт долины р. Малая Киргизка в районе ж.-д. ст. Томск-Северный, южный луговой склон. 23.07.2004.

Лугово-степной вид, широко распространенный в южных районах Сибири. Для области вид в последнее время отмечен лишь в южных окрестностях Томска и на юге Кожевниковского р-на (Красная..., 2002).

В заключение следует отметить, что большинство упомянутых в статье флористических находок сделано на Томском кряже — в Ларинском заказнике (бассейн р. Тугояковка), в ближайших и более отдаленных окрестностях Томска (на правобережье Томи). Укажем также, что и в бассейне р. Тугояковка (в пределах Томской обл.), и в окр. Томска обнаружены другие редкие для области виды растений (*Cardamine amara* L., *Astragalus uliginosus* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch., *Trifolium montanum* L., *Viola mauritii* Tepl., *Epilobium hirsutum* L., *Valeriana transjenisseensis* Kreyer, *Petasites radiatus* (J. F. Gmel.) Toman), а также виды, включенные в Красную книгу Томской области (*Alfredia cernua* (L.) Gass., *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Poa remota* Forsell., *Sedum aizoon* L.).

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность коллегам — сотрудникам кафедры ботаники Томского государственного университета (Е. Д. Лапшиной, А. И. Пяк, Н. А. Рудой, Т. В. Эбель), оказавшим помощь в проведении исследований или предоставивших в распоряжение автора свои гербарные сборы. Отдельно хочется поблагодарить В. В. Коневу (каф. ботаники ТГУ) и И. К. Конева (ГУПР МПР РФ по Томской обл.) — организаторов и участников полевых исследований в Ларинском заказнике в июле 2004 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Е. Б. Festuca L. — Овсяница // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 130—162.

Болдырева Н. М. Tanacetum L. — Пижма // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 78—81.

Викторов В. П. Таксономический конспект рода *Campanula* L. (*Campanulaceae*) России и сопредельных государств // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 197—234.

Власова Н. В. Семейство *Hypericaceae* — Зверобойные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 71—75.

Выдрина С. Н. Geum L. — Гравилат // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 8. С. 89—90.

Вылцан Н. Ф. Определитель растений Томской области. Томск, 1994. 301 с.

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск, 2001. 158 с.

Иваненко Ю. А., Цвелёв Н. Н. О роде *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 100—113.

Иванина Л. И. Род 7. Норичник — *Scrophularia* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 220—226.

Игнатов М. С. Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. С. 15—37.

Камелин Р. В. Род 20. Гравилат — *Geum* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 460—466.

Камелин Р. В., Дариймаа Ш. Новые и редкие виды для флоры Монголии // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 2. С. 323—326.

Ковтонюк Н. К. Семейство *Juncaceae* — Ситниковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. [Т. 4] *Araceae—Orchidaceae.* С. 16—43.

Красная книга Новосибирской области: Растения / Отв. ред. И. М. Красноборов. Новосибирск, 1998. 144 с.

Красная книги Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2002. 264 с.

Красная книга Томской области. Томск, 2002. 402 с.

Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа. Животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2003. 376 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1927—1949. Т. 1—11. 3070 с.

Лапшина Е. Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск, 2003. 296 с.

Лащинский Н. Н. Третичные реликты во флоре Салаирского кряжа // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тез. докл. II Рос. науч. конф., посв. 150-летию со дня рождения П. Н. Крылова. Томск, 2000. С. 6—7.

Лащинский Н. Н., Лащинская Н. В. Дополнения и изменения во флоре сосудистых растений // Флора Салаирского кряжа. Новосибирск, 1997. С. 21—28.

Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 358 с.

Ломоносова М. Н. Семейство 53. *Chenopodiaceae* — Маревые // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 135—183.

Лукманова Л. З., Доронькин В. М. Алфавитные указатели названий растений // Флора Сибири. Новосибирск, 2003. Т. 14: Дополнения и исправления. Алфавитные указатели. С. 111—186.

Медведева Н. А. Род 3. Лебеда — *Atriplex* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 44—54.

Мерзлякова И. Е. Итоги изучения флоры города Томска // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Матер. V рабочего совещания по сравнительной флористике. Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 312—317.

Мосякин С. Л. Род 2. Марь — *Chenopodium* L. // Флора Восточной Европы.СПб., 1996. Т. 9. С. 27—44.

Мульдияров Е. Я., Пяк А. И., Эбель А. Л. Новые для флоры Томской области виды мохообразных и сосудистых растений // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 5. С. 90—93.

Науменко Н. И. Флористические находки в лесостепи Зауралья // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 97—102.

Науменко Н. И., Иваненко Ю. А. Определитель сосудистых растений Южного Зауралья. 1: Плауны, хвощи, папоротники и голосеменные. Курган, 1999. 86 с.

Олонова М. В. Семейство *Campanulaceae* — Колокольчиковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 148—164.

Определитель растений Алтайского края / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2003. 634 с.

Определитель растений Кемеровской области / Отв. ред. И. М. Красноборов. Новосибирск, 2001. 477 с.

Определитель растений Новосибирской области / Под ред. И. М. Красноборова. Новосибирск, 2000. 492 с.

Петухова Л. В. Гравилат городской // Биологическая флора Московской области / Под ред. В. Н. Павлова. М., 2000. Вып. 14. С. 112—127.

Положий А. В. Определитель сорных растений Томской области. Томск, 1953. 67 с.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск, 1985. 158 с.

Положий А. В. Scrophularia L. — Норичник // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 20—24.

Положий А. В., Ревушкин А. С., Баранова В. В. Определитель растений юга Томской области: Учебное пособие. Томск, 1985. 211 с.

Польникова Е. Н. Особенности некоторых местообитаний реликтового вида *Scrophularia umbrosa* // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тез. докл. II Рос. науч. конф., посв. 150-летию со дня рождения П. Н. Крылова. Томск, 2000. С. 108—109.

Пробатова Н. С. Сем. Мятликовые — *Poaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.

Пяк А. И. Адвентивные растения Томской области // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 45—51.

Пяк А. И. Флора юго-востока Томской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1992. 16 с.

Пяк А. И. Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003. 202 с.

Пяк А. И., Мерзлякова И. Е. Сосудистые растения города Томска. Томск, 2000. 80 с.

Пяк А. И., Эбель А. Л. Материалы к флоре Алтая // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 1—2. С. 86—94.

Сергиевская Л. П. Жизнь и деятельность П. Н. Крылова // Тр. Томского гос. ун-та им. В. В. Куйбышева. Сер. биол. (Сборник «Памяти Порфирия Никитича Крылова в связи со столетием со дня рождения»). Томск, 1951. Т. 116. С. 11—35.

Сергиевская Л. П. Флора Западной Сибири. Томск, 1964. Т. 12 (дополнительный). Ч. 2. С. 3255—3550.

Серых Г. И. Семейство *Hypericaceae* — Зверобойные // Флора Красноярского края. Томск, 1977. Вып. 7. С. 20—22.

Серых Г. И. Tanacetum L. — Пижма // Флора Красноярского края. Томск, 1980. Вып. 10. С. 34—35.

Смирнов С. В., Герман Д. А., Косачев П. А., Дьяченко С. А. Дополнения к флоре Монголии // Turczaninowia. 2003. Т. 6. Вып. 4. С. 11—21.

Степанов Н. В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна): Учебное пособие. Красноярск, 1994. Ч. 1. 108 с.

Таран Г. С. Ассоциация Cypero-Limoselletum (Oberd, 1957) Korneck, 1960 (Isoëto-Nanojuncetea) в пойме Средней Оби // Растительность России. 2001. Т. 1. № 1. С. 43—56.

Тупицына Н. Н. Pilosella Hill — Ястребиночка // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 337—353.

Федоров Ан. А. Сем. 153. *Campanulaceae* Juss. s. str. — Колокольчиковые // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 213—238.

Флора Сибири / Под ред. Л. И. Малышева. Новосибирск, 1987—2003. Т. 1—14.

Фризен Н. Г. Thalictrum L. — Василисник // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 198—206.

Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых видах Восточной Европы // Новости систематики высших растений. СПб., 1993. Т. 29. С. 134—142.

Цвелёв Н. Н. Сем. 98. *Trapaceae* Dumort // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 316—322.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Челазнова Е. А. Флористические находки в Новосибирской области // Turczaninowia. 2000. Т. 3. Вып. 4. С. 67—69.

Эбель А. Л. Новые данные о распространении крестоцветных (*Brassicaceae*) на юге Сибири // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 100—104.

Эбель А. Л. Семейство крестоцветные (*Brassicaceae*) во флоре Томской области // Экология Южной Сибири — 2000 год / Тез. Второй Южносиб. рег. науч. конф. студентов и молод. ученых. Абакан, 1998. С. 33.

Эбель А. Л. К распространению видов рода *Rorippa* Scop. (*Brassicaceae*) в Сибири // Krylovia (Сибирский бот. журн.). 2000. Т. 2. № 1. С. 81—86.

Эбель А. Л. Флористические находки в Кемеровской области // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Сб. науч. тр. / Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 2004. Вып. 10. С. 123—125.

Эбель А. Л., Рудая Н. А. Заметки по флоре Западной Монголии // Turczaninowia. 2002. Т. 5. № 1. С. 32—42.

SUMMARY

Information on localities of 12 species new to the flora of Tomsk Region is given. New localities are specified for 6 plant species rare to the region, and also for 6 species included in «The Red Book of the Tomsk Region» (2002). The questions of ecology and biology of some species (*Geum urbanum*, *Glyceria notata*, *Scrophularia umbrosa* etc.) are touched.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.622 (470 + 574)

© М. Н. Ломоносова,[1] С. А. Красникова,[1] А. А. Красников,[1]
А. П. Сухоруков,[2] В. А. Бананова,[3] Н. С. Павлова[4]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* ИЗ РОССИИ И КАЗАХСТАНА

M. N. LOMONOSOVA, S. A. KRASNIKOVA, A. A. KRASNIKOV,
A. P. SUKHORUKOV, V. A. BANANOVA, N. S. PAVLOVA.
CHROMOSOME NUMBERS OF *CHENOPODIACEAE* SPECIES FROM RUSSIA
AND KAZAKHSTAN

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: lomonosova@csbg.nsc.ru
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы, биолого-почвенный ф-т
E-mail: suchor@mail.ru
[3] Калмыкский государственный университет
358000 Элиста, ул. Пушкина, 11
[4] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 30.12.2004

Приведены числа хромосом (2n) для 27 видов из родов *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Horaninovia*, *Petrosimonia*, *Salicornia*, *Salsola*, *Suaeda*.

Ключевые слова: *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Horaninovia*, *Petrosimonia*, *Salicornia*. *Salsola*, *Suaeda*, *Chenopodiaceae*, числа хромосом, Россия, Казахстан.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS). Знаком * отмечены виды, у которых числа хромосом определены впервые.

Atriplex oblongifolia Waldst. et Kit., **2n = 36.** Россия: Новосибирская обл., г. Новосибирск, пос. Кирова, 2000, № 31, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

A. patens (Litv.) Iljin, **2n** = 36. Россия: Иркутская обл. г. Усолье Сибирское, 2002, № 277, М. Ломоносова; там же, № 280, она же.

A. sibirica L., **2n = 18.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, 2001, № 175, М. Ломоносова.

Bassia hirsuta (L.) Aschers., **2n = 18.** Россия: Республика Калмыкия, долина Маныча, оз. Б. Ямалтинское, 2002, В. Бананова.

B. hyssopifolia (Pall.) O. Kuntze, **2n = 18.** Россия: Республика Калмыкия, долина Маныча, оз. Б. Ямалтинское, 2002, В. Бананова.

Chenopodium album L., **2n = 54.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Кокпектинский р-н, р. Тасбулак, 2001, № 200, М. Ломоносова; там же, Зайсанский р-н, д. Карабулак, 2001, № 184, М. Ломоносова.

C. frutescens C. A. Mey., **2n = 90.** Россия: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, пос. Кош-Агач, 2002, № 243, М. Ломоносова.

C. strictum Roth, **2n = 36.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., ст. Чарская, 2000, № 72, М. Ломоносова, А. Сухоруков; там же, Зайсанский р-н, д. Карабулак, 2001, № 184, М. Ломоносова.

Corispermum mongolicum Iljin, **2n = 18.** Россия: Республика Тыва, Эрзинский р-н, пос. Эрзин, 2003, № 346, М. Ломоносова.

C. sibiricum Iljin, **2n = 18.** Россия: Республика Тыва, Эрзинский р-н, пос. Эрзин, 2003, № 346, М. Ломоносова; там же, оз. Тере-Холь, 2003, № 371, она же.

C. ulopterum* Fenzl, **2n = 18. Россия: Бурятия, Прибайкальский р-н, оз. Байкал, пос. Турка, 2003, № 442, М. Ломоносова.

Horaninovia ulicina* Fisch., **2n = 18. Казахстан: Талды-Курганская обл., пос. Матай, 2000, № 52а, М. Ломоносова, А. Сухоруков.

Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, **2n = 16. Россия: Республика Калмыкия, долина Маныча, оз. Б. Ямалтинское, 2002, В. Бананова.

Salicornia perennans Willd., **2n = 18.** Россия: Иркутская обл., г. Усолье-Сибирское, 2002, № 277, М. Ломоносова; Республика Калмыкия, долина Маныча, оз. Б. Ямалтинское, 2002, В. Бананова.

Salsola collina Pall., **2n = 18.** Россия: г. Новосибирск, ст. Береговая, 2002, № 301, М. Ломоносова; Иркутская обл., Ольхонский р-н, пос. Черноруд, 2002, № 294, она же.

S. dendroides Pall., **2n = 18.** Россия: Республика Калмыкия, Прикаспий, оз. Меклета, 2002, В. Бананова.

S. komarovii Iljin, **2n = 36.** Россия: Приморский край, г. Владивосток, 2003, № 4, Н. Павлова.

S. monoptera* Bunge, **2n = 18. Россия: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, д. Тебелер, 2002, № 239, М. Ломоносова.

Suaeda acuminata (C. A. Mey.) Moq., **2n = 18.** Россия: Республика Калмыкия, долина Маныча, оз. Б. Ямалтинское, 2002, В. Бананова.

S. eltonica* Iljin, **2n = 18. Россия: Волгоградская обл., Палласовский р-н, оз. Эльтон, 1999, А. Сухоруков.

S. glauca* (Bunge) Bunge, **2n = 18. Россия: Приморский край, пос. Шкотово, 2003, № 3, Н. Павлова.

S. heterophylla (Kar. et Kir.) Bunge, **2n = 18.** Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, оз. Зайсан, 2001, № 188, М. Ломоносова.

S. heteroptera Kitag., **2n = 18.** Россия: Приморский край, пос. Шкотово, 2003, № 2, Н. Павлова.

S. microsperma (C. A. Mey.) Fenzl, **2n = 18.** Казахстан: Кзыл-Ординская обл., в 18 км южнее г. Аральска, заросли *Tamarix* sp., X. 2003, А. Сухоруков.

S. prostrata Pall., **2n = 18.** Казахстан: Талды-Курганская обл., г. Уш-Тобе, 2000, № 53а, М. Ломоносова, А. Сухоруков; Восточно-Казахстанская обл., Курчумский р-н, гора Караберик, 2001, № 145, М. Ломоносова.

S. salsa (L.) Pall., **2n = 36.** Россия: Саратовская обл., Краснокутский р-н, пос. Красный Кут, 1999, А. Сухоруков; там же, р. Еруслан, 1999, он же; Волгоградская обл., Палласовский р-н, оз. Эльтон, 1999, А. Сухоруков; Казахстан: Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, д. Белая Школа, 2001, № 195, М. Ломоносова; там же, Курчумский р-н, с. Дарственное, 2001, № 111, она же; там же, д. Усть-Кальджир, 2001, № 160, она же.

S. tschujensis* Lomon. et Freitag, **2n = 18. Россия: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Курайский хр., с. Чеган-Узун, 2002, № 254, М. Ломоносова; там же, пос. Кош-Агач, 2002, № 218а, она же; там же, с. Кокоря, 2002, № 224, она же.

Благодарности

Работа выполнена частично при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49-816; 02-04-49748; 04-04-49010 и УР.07.03.075/04).

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 27 species from the genera *Atriplex*, *Bassia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Horaninovia*, *Petrosimonia*, *Salicornia*, *Salsola*, *Suaeda* are given.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© С. Г. Жилин,[1] С. С. Иконников,[2] А. Д. Ярмоленко[3]

АЛЕКСАНДР ВИКТОРОВИЧ ЯРМОЛЕНКО (К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

S. G. ZHILIN, S. S. IKONNIKOV, A. D. JARMOLENKO.
ALEXANDER VIKTOROVICH JARMOLENKO (TO THE CENTURY OF THE BIRTH)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Лаборатория палеоботаники
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: sgzhilin@yandex.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Гербарий
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
[3] Санкт-Петербургская государственная художественно-промышленная академия, факультет дизайна, кафедра средового дизайна
192028 С.-Петербург, Соляной пер., 13
E-mail: rarog2001@mail.ru

Поступила 07.02.2005

Александр Викторович Ярмоленко — ботаник и палеоботаник, систематик, морфолог и анатом, специалист по ископаемым отпечаткам листьев (палеофиллогност) и по ископаемым древесинам (палеоксилолог), а также по современной, третичной и меловой флористике. Он родился в г. Вятке (ныне г. Киров) в 1905 г. и погиб на Ленинградском фронте в июле 1944 г. Статья содержит ряд малоизвестных сведений об А. В., его трудах и жизни.

Ключевые слова: история ботаники, персоналии, А. В. Ярмоленко.

Александр Викторович Ярмоленко родился 16(3) января 1905 г. в Вятке (ныне г. Киров), где его дед по матери, А. Т. Дернов, был председателем земской управы. Иногда фамилия «Дернов» писалась как *Дерново*, что указывает на древность всего рода и самой формы этой фамилии. Отец А. В., Виктор Ильич Ярмоленко, был сыном архитектора г. Азова. Виктор Ильич, в качестве землемера принимавший участие в строительстве Дальневосточной железной дороги, перемещался со своей семьей по всей России от Вятки, Астрахани и Екатеринослава (ныне Днепропетровск) до Харбина. В. И. официально считался пропавшим без вести на фронте в 1917 г. На самом деле он эмигрировал через Стам-

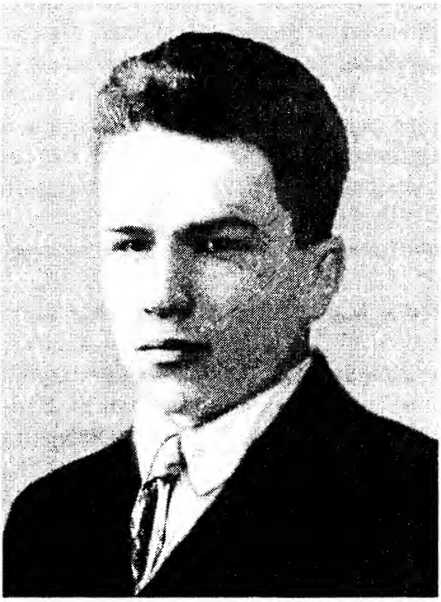


Рис. 1. А. В. Ярмоленко.

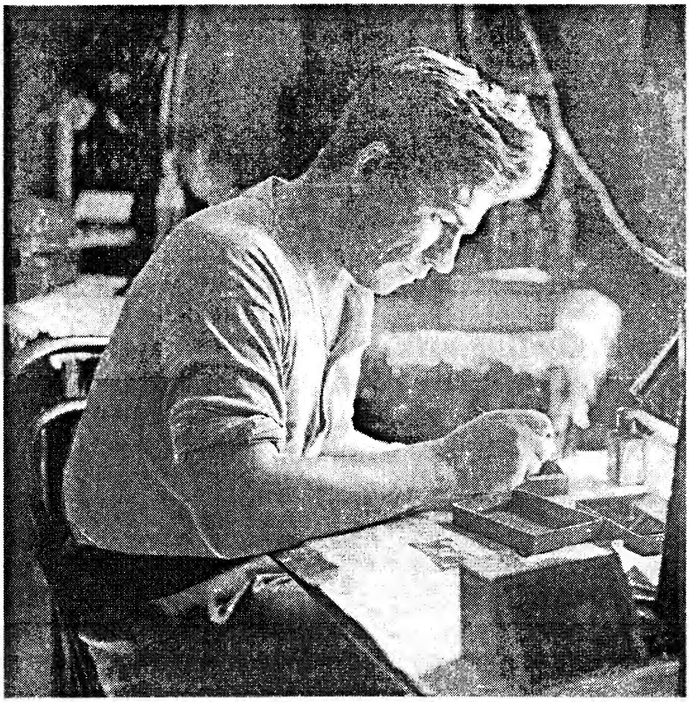


Рис. 2. А. В. Ярмоленко за работой.

бул в Париж, а затем в Сан-Паулу (Бразилия). Это стало известно родным благодаря его последнему посланию, переданному с оказией («Париж не мог вместить всех, и я оказался в Сан-Паулу»). Мать А. В., Августа Александровна Дерново-Ярмоленко, была земским врачом (в частности, в Харбине и в Вятке), психоневрологом школы В. М. Бехтерева, профессором, одной из создательниц в Екатеринославе Высшего института народного образования, или ВИНО (ныне Днепропетровский университет), была избрана гласным Государственной Думы от Екатеринослава.

Детские годы Александр Викторович провел в Екатеринославе, учился в Первом реальном училище до 5-го класса включительно, где его одноклассником (а позже сокурсником в ВИНО) был знаменитый в будущем полярник и гидробиолог, академик П. П. Ширшов.

Продолжая свое образование, А. В. окончил сельскохозяйственные курсы, состоявшие при Екатеринославском горном училище (ныне Горный институт). В 1922 г. А. В. поступил в ВИНО. Через год из ВИНО он перешел в Петроградский университет на биологическое отделение физико-математического факультета. В 1923 г. А. В. очень увлекла поездка в Вятскую губернию с экспедицией Геологического музея Академии наук (ради раскопок древних позвоночных). Летом 1924 г. А. В. работал вместе с Е. Г. Бобровым в экспедиции Наркомзема, руководимой Б. А. Федченко, занимаясь рекогносцировочным обследованием болот Ярославской губернии (Бобров, 1948). В 1925 и 1926 гг. А. В. работал в Казахстане коллектором геологической партии знаменитого Геолкома (Геологический комитет) (ныне ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург). Они обследовали западные предгорья Тянь-Шаня под руководством палеоботаника В. Д. Принады, собирая кости меловых позвоночных и пытаясь найти остатки меловых растений. Безусловно, эти поездки (и общение со знаменитыми в будущем спутниками) в значительной степени заменили А. В. высшее образование: университет он так и не окончил («в 1924 году вышел с 3-го курса» — цитата из рукописного «Curriculum vitae А. В. Ярмоленко»). Сам А. В. шутил по этому поводу: «Я не окончил даже детского сада».

1 августа 1926 г. А. В. зачислен практикантом Музея Главного ботанического сада РСФСР (затем СССР, а вскоре это Ботанический институт АН СССР, БИН). В марте 1930 г. он назначен «вр. и. о. ассистента». Затем, с мая 1933 г., А. В. научный сотрудник 1-го разряда, а с июня 1938 г. — старший научный сотрудник (в январе 1941 г. ему присвоено ученое звание старшего научного сотрудника). Уже в качестве ассистента А. В. прекрасно показал себя с научной стороны, создав в Музее первую экспозицию по третичным и мезозойским ископаемым растениям. Руководитель Музея, И. В. Палибин, стал научным руководителем А. В. Здесь А. В., наконец, получил возможность для развития своих дарований как в нео-, так и в палеоботаническом направлении. А дарования у него были превосходные. По воспоминаниям родственников, он обладал прекрасной памятью и мог читать наизусть, скажем, Гомера с любого места. А. В. отличался артистизмом и принимал участие в любительских спектаклях, ставящихся в БИН. Более года он заведовал клубом Ботанического института (1931—1932). Он хорошо пел (у него был прекрасного тембра баритон — устное сообщение И. А. Ильинской), играл на многих музыкальных инструментах и очень переживал, что не освоил виолончели. А. В. владел несколькими иностранными языками, увлекался боксом и тем, что ныне именуется восточными единоборствами. Это не раз выручало его в достаточно сложных экспедиционных ситуациях (однажды при стычке с басмачами он был ранен). А. В. всюду, даже на фронте, писал стихи, посвященные ботанике и палеоботанике и, позже, ленинградской блокаде, фронтовым будням, чаянью победы. Например, 24 июня 1942 г. он написал такие строки: «Сегодня год, как я ушел в ряды / Бойцов за право скорой встречи, / Чтоб в битве ограждать свой город от беды, / За право жить по-человечьи». А месяцем ранее он, в сущности, предрек дальнейший ход войны: «Итак, к началу лета / Цветок войны — достиг расцвета. / Но много утечет воды, / Пока созреют и плоды». По отзывам немногих оставшихся в живых людей, его знавших, он очень трогательно относился к детям, например, еще с детства к своей младшей сестре Вере Викторовне, а потом к ее дочери. Кстати сказать, сыном Веры Викторовны является один из авторов этой статьи, А. Д. Ярмоленко, архитектор и дизайнер, подобно своему прадеду, который был архитектором г. Азова.

С первого года работы в Музее Ботанического сада (позднее Ботанического института, БИН) А. В. уже регулярно занимается как современными, так и ископаемыми растениями. В 1926 и 1929 гг. он принимает участие в работе И. В. Палибина по флористическому изучению Соловецких островов, а в 1927 г. в партии Инсторфа под руководством палеокарполога и палеопалинолога В. С. Доктуровского исследует болота Ленинградской обл. Поначалу он заинтересовался современными вязами, постепенно это превратилось в описание семейства *Ulmaceae* для региональных «Флор», а позднее и для «Флоры СССР». Он много работал над березовыми, ивовыми, крестоцветными, ильмовыми, крапивными, тутовыми. Это, несомненно, помогало ему и в работе над вымершими, или, как обычно говорят, ископаемыми флорами, которые большей частью изучаются по отпечаткам листьев.

Уже в 1935 г. А. В. стал вторым палеоботаником после А. Н. Криштофовича (1914 г.), описавшим меловую флору из Казахстана (по отпечаткам листьев). Это была флора из Кызылжара (Каратау), опубликованная в виде небольшой монографии. Кроме того, остались неизданными материалы по древесине из Кызылжара.

Рис. 3. А. В. Ярмоленко в экспедиции.

Ископаемые древесины А. В. начал изучать с 1930 г. Палеоксилология его так увлекла и так много он успел сделать в этой области (помимо работы с отпечатками листьев), что уже в 1934 г. ему была присуждена степень кандидата биологических наук без защиты диссертации именно за анатомические исследования ископаемых растений. Для начала А. В. изготовил новые шлифы из тех древесин, которые в середине XIX в. изучал пионер палеоксилологии в России К. Е. фон Мерклин (его работа была издана на немецком языке в С.-Петербурге в 1855 г.). К 1939 г. он уже планирует расширить свои исследования мезозойских и кайнозойских древесин и заняться также палеозойскими. Для этого он письменно обращается (в ноябре 1939 г.) за помощью к прославленному специалисту М. Д. Залесскому, сообщая, что начал составлять сводку «Ископаемые древесины СССР», а также пишет руководство «О сборе ископаемых древесин» (оно не было опубликовано), предназначенное для геологов.

О его работах над ископаемыми древесинами вспоминают в своих трудах многие геологи, занимающиеся третичными, меловыми и более древними отложениями (например, Г. Н. Папулов в книге «Меловые отложения Урала», 1974). Послевоенный его коллега по палеоксилологии Р. Худайбердыев в статье о юрской флоре Ферганы (Худайбердыев и др., 1971), ссылаясь на работу А. В. 1933 г., относит род *Xenoxylon* к семейству хвойных *Sciadopityaceae.* А. Н. Криштофович в книге «История палеоботаники в СССР» (1956) в 3 разных местах упомянул о работах А. В. по изучению меловых и третичных отпечатков листьев (палеофиллогнозия) и о занятии ископаемыми древесинами (палеоксилология). Академик А. Л. Тахтаджян в «Жизни растений» (1978) ссылается на филогенетические соображения А. В. о родственных взаимоотношениях среди хвойных на основании исследований их древесины. С. В. Мейен в «Теоретических проблемах палеоботаники» (1990) описывает полемику относительно «гомоксилярных» триасовых, юрских и меловых древесин (*Homoxylon* или *Sahnioxylon*), которую начал в 1932 г. индийский палеоботаник B. Sahni, в связи с происхождением цветковых растений, продолжил в 1939 г. А. В. Ярмоленко, а далее эта полемика становится весьма широкой (Яценко-Хмелевский, Шилкина, 1964), особенно в 1950—1970 гг. Яценко-Хмелевский в своих воспоминаниях (1995 : 122) упомянул об А. В. как о «вполне прогрессивном ботанике».

Очень серьезно А. В. отнесся к совместной с Палибиным и К. К. Шапаренко работе над миоценовой (аквитанской) коллекцией отпечатков листьев из Ашутаса в Восточном Казахстане. Об этом можно судить по обработке им отпечатков олиственных побегов таксодиевых, которые несколько поколений палеоботаников относили к разным современным или вымершим родам хвойных. Его статья 1940 г. о *Sequoia langsdorfii* посвящена подробному рассмотрению отпечатков олиственных побегов, описанных из разных частей северного полушария и получивших это, а также и другие названия. А. В. был уверен, что под именем *Sequoia langsdorfii* «спрятаны» и иные роды, и описал в 1940 г. новый вид *Taxus simulans* Jarm. в значительной степени на основании супротивного положения хвоинок на побеге. А уже в 1941 г. японский палеоботаник Sh. Miki описал новый род *Metasequoia* Miki из таксодиевых, используя свои находки в миоцене, а также и более древние материалы швейцарского палеоботаника O. Heer, опубликовавшего в 1876 г. *Sequoia disticha* Heer из палеогена Шпицбергена. А ведь Miki тогда не знал о работе Ярмоленко. Но интересно, что он процитировал те же фигуры на таблице 12 в работе Heer, как и Ярмоленко (описавший годом ранее свой *Taxus simulans*). На всех цитируемых образцах ископаемых побегов расположение хвоинок супротивное. В том же 1941 г. китайский ботаник T. Kan нашел необычные современные растения (с супротивными хвоинками) на границе провинций Хубэй и Сычуань (Китай), которые позднее, в 1946 г., после двух специальных экспедиций были описаны как живая *Metasequoia*,[1] «живое ископаемое», *M. glyptostroboides* Hu et W. C. Cheng. По «Флоре Ашутаса», изданной в 1956 г., где текст А. В. был переработан А. Н. Криштофовичем, все эти ситуации легко свести к краткому «номенклатурному абзацу»: *Metasequoia disticha* (Heer) Miki 1941, Japan. J. Bot., 11, 3 : 62. — *Sequoia disticha* Heer 1876, Kung. Svenska Vet.-Akad. Handl., 14, 5 : 63. — *Taxus simulans* Jarm. 1940, Бот. журн. Т. 25. № 4—5 : 356. Иными словами, А. В. для правильного вывода как раз и не хватало открытия живой *Metasequoia*. Еще в 1935 г. А. В. сделал перевод международных правил номенклатуры (но этот труд не был издан). Вся работа над коллекцией из Ашутаса выявила стремление А. В. к точной номенклатуре. В частности, типификация видов в будущей книге о палеофлоре Ашутаса была именно им первично инициирована (устное сообщение И. А. Ильинской).

Уже в ранние годы А. В. довелось работать под руководством крупных ботаников: Б. А. Федченко, Н. Ф. Гончарова, И. В. Палибина, В. С. Доктуровского. С первых лет работы в Музее Главного ботанического сада в Петрограде А. В. начал интересоваться флористикой и систематикой. Он начал с семейств *Ulmaceae*, *Moraceae*, *Urticaceae*, *Cruciferae*, *Salicaceae*, *Betulaceae*.

Работая над родом тополь (*Populus*), А. В. обнаружил, что один из видов относили то к каркасам (*Celtis*), то к тополям (Ярмоленко, 1948 : 68[2]). Он имел в виду *Celtis ilicifolia* Engl., описанный в 1895 г. А. В. Ярмоленко с несомненностью установил, что этот вид относится к сем. *Salicaceae*. Габитуально растение было похоже на одну из групп тополей, а именно — на группу видов туранги. Детальное рассмотрение генеративных структур позволило увидеть отличие *Celtis ilicifolia* от туранги в строении соцветия и завязи. А. В. отметил, что у тополей кистевидная сережка и «столбчики» (stylodia), сросшиеся в столбик (stylus). У исследуемого же растения соцветие можно определить как кисть, а «столбчики» у него раздельные до основания. Поэтому А. В. предложил выделить это растение в особый род *Tsavo* Jarm. (Ярмоленко, 1948) по названию реки Тсаво в Кении. Приводим краткую номенклатурную цитату об этом монотипном роде: *Tsavo* Jarm. 1948, Бот. мат. (Ленинград), 11 : 70. *T. ilicifolia* (Engl.) Jarm. 1948, цит. соч.: 71. — *Celtis ilicifolia* Engl. 1895, Pflanzenw. Ost. Afric.: 160. — *Turanga ilicifolia* (Engl.) Kimura 1938, Sc. Rep. Tohoku Imp. Univ., ser. 4 (Biol.), 13 : 387. — *Populus ilicifolia* (Engl.) Rouleau 1945, Rhodora, 47 : 362.

---

[1] В соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры (Сент-Луис, 1999, статья 11, пример 29) при названии этого рода следует указывать авторов, описавших современный род *Metasequoia* Hu et W. C. Cheng.

[2] См. ниже Библиографию научных работ А. В. Ярмоленко.

Позднее Р. В. Камелин (1973 : 182) перевел род *Tsavo* в подрод рода тополь. В системе рода *Populus*, созданной Камелиным (1973 : 182—185), монотипный подрод *Tsavo* (Jarm.) R. Kam. помещен первым перед подродом *Turanga*, по-видимому, из-за более примитивного строения генеративных частей, сравнительно с другими подродами. Можно считать, что незадолго до ухода на фронт А. В. неплохо потрудился над своей статьей, вышедшей в свет лишь после его кончины.

Александр Викторович оставил богатое научное наследие не только в палеоботанике, но и в систематике современных растений. Так, он подготовил монографию «Опыт построения системы рода *Parietaria* и родственных ему форм» (1941). В ней А. В. дал детальную разработку системы двух родов: *Parietaria* L. и *Freirea* Gaudich. Последний род справедливо был им восстановлен как значительно отличающийся от близкого рода *Parietaria* многими морфологическими особенностями. В этой работе им предложено подразделение рода *Parietaria* на секции и подсекции, а рода *Freirea* — на секции. Кроме того, А. В. выделил новый вид *F. andina* Jarm. и предложил 12 новых комбинаций.

Многочисленные *эпонимы*, или таксоны, названные в честь персоны (см. ниже), наглядно свидетельствуют о дани уважения, принесенной многими ботаниками Александру Викторовичу, его высокому профессионализму. Эти *эпонимы* (Жилин, Тахтаджян, 1997) сохраняют память о Ярмоленко как о человеке и ученом. Важно также сказать, что в течение многих лет ботаники, работавшие в Гербариях, обнаруживали намеченные А. В. Ярмоленко на гербарных листах новые виды и разновидности и публиковали их, указывая имя Ярмоленко при этих таксонах: *Isatis pavlovii* Jarm. ex Pavl. (Павлов, 1934), *Zelkova hyrcana* Grossh. et Jarm. (Гроссгейм, 1940), *Parietaria caespitosa* Jarm. ex Schchian (Шхиян, 1942), *Populus transcaucasica* Jarm. ex Grossh. (Гроссгейм, 1946), *Alnaster glutipes* Jarm. ex Czer. (Черепанов, 1955), *Pachypterigium echinatum* Jarm. ex Junussov (Юнусов, 1978), *Parietaria roschanica* Jarm. ex Ikonn. (Иконников, 1979).

Лишь незадолго до войны А. В. обрел надежную подругу жизни, Валентину Александровну (урожденную Луппиан), они поженились в 1938 г. Супруга его работала в БИН машинисткой и участвовала в экспедиционных работах. В марте 1940 г. у них родилась дочь Вера, во время войны родился сын. Оба ребенка погибли во время блокады. А. В. очень страдал. Он считал себя обязанным защищать страну от врага с самого начала войны. Несмотря на то что по состоянию здоровья А. В. имел так называемый «белый билет» и не должен был призываться в армию, в первые же дни блокады он вступил в члены ВКП(б), и по партийной мобилизации 15 сентября 1941 г. ушел на фронт. А. В. был ранен в октябре и после трехмесячного лечения снова отправился на фронт. По окончании офицерской школы А. В. участвовал в боях по прорыву блокады Ленинграда и был контужен. Он отказался от вызова его как ученого из армии. Погиб А. В. в июле 1944 г. под Выборгом, не достигнув и сорока лет (Криштофович, 1949).

Александр Викторович Ярмоленко был талантливым ботаником — он оставил заметный след как в многостороннем изучении ископаемых растений, так и в систематике современных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Памяти А. В. Ярмоленко (1905—1944) // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 263—266.

Гроссгейм А. А. К систематике древесных пород Кавказа // Изв. Азерб. фил. АН СССР. 1940. № 5. С. 32—38.

Гроссгейм А. А. Условия произрастания туранги (*Populus transcaucasica* A. Jarm.) в Самухском районе Азербайджанской ССР // Докл. АН Азерб. ССР. 1946. Т. 11. № 9. С. 379—382.

Жилин С. Г., Тахтаджян С. А. О правописании женских эпонимов в научной номенклатуре растений // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 68—73.

Иконников С. С. Определитель высших растений Бадахшана. Л., 1979. 400 с.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 376 с.

Криштофович А. Н. [Некролог А. В. Ярмоленко] // Ежегодник Всерос. палеонтол. об-ва. 1949. Т. 13. С. 118—119 (портр.).

Криштофович А. Н. История палеоботаники в СССР. М., 1956. 112 с.

Мейен С. В. Теоретические проблемы палеоботаники. М., 1990. 287 с.

Павлов Н. В. Флора Центрального Казахстана. Ч. 2. Кзыл-Орда, 1934. 550 с.

Папулов Г. Н. Меловые отложения Урала. М., 1974. 203 с.

Тахтаджян А. Л. Подкласс хвойные, или пиниды (*Pinidae*) // Жизнь растений. Т. 4 / Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. М., 1978. С. 333, 334.

Худайбердыев Р., Гомолицкий Н. П., Лобанова А. В. Материалы к юрской флоре южной Ферганы // Палеоботаника Узбекистана. Ташкент, 1971. Т. II. С. 3—61.

Черепанов С. К. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. М.; Л., 1955. С. 90—105.

Шхиян А. С. Новые данные к познанию кавказских постенниц // Сообщ. АН Груз. ССР. 1942. Т. 3. № 10. С. 1057—1063.

Юнусов С. Ю. Род *Pachypterigium* Bunge // Фл. Тадж. ССР. Душанбе, 1978. Т. 5. С. 93—97.

Яценко-Хмелевский А. А. «Филогения в Ереване» (1944—1954) (немного личных воспоминаний и мыслей) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 111—124.

Яценко-Хмелевский А. А., Шилкина И. А. Новые находки и обзор рода *Sahnioxylon* // Палеонтол. журн. 1964. № 3. С. 100—110.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Эпонимы в честь А. В. Ярмоленко[3]

Ископаемые растения

Виды

Castanea jarmolenkoi Shilin, 1980 in Iljinskaja, Сист. и эвол. высш. раст.: 23, nom. nud. (=*Castanopsis jarmolenkoi* Shilin). (*Fagaceae*).

Castanopsis jarmolenkoi Shilin, 1982, Ископ. цветк. раст. СССР, 2 : 87, табл. 37, фиг. 1—8. Отпечаток листа, Кызылжар, Кзыл-Ординская обл., Республика Казахстан, верхний мел, турон. — *Castanea jarmolenkoi* Shilin., nom. nud. (*Fagaceae*).

Corylus jarmolenkoi Grub., 1956, Тр. БИН АН СССР, сер. 8, 1 : 91, табл. 19, 1—6, табл. 20 и 21, «*Jarmolenkoi*». Отпечаток листа, Ашутас, Восточно-Казахстанская обл., Республика Казахстан, нижний миоцен. (*Betulaceae*).

Laricioxylon jarmolenkoi Bloch., 1985, Палеонтолог. журн., 3 : 105, табл. VIII, фиг. 1—13. Древесина, бухта Сизиман, Хабаровский край, Россия, миоцен. (*Pinaceae*).

---

[3] Составили С. Г. Жилин и С. С. Иконников.

Lindera jarmolenkoi Imch., 1968, Бот. журн., 53, 5 : 647, табл. 1, фиг. 2, табл. 2, фиг. 3, 7, рис. 3. Отпечаток листа, Кызылжар, Кзыл-Ординская обл., Республика Казахстан, верхний мел, турон. (*Lauraceae*).

Otozamites yarmolenkoi Vachr., 1948, Бюл. МОИП, отд. геолог., 23, 5 : 13, рис. 9, «*yarmolenkii*». Отпечаток части вайи, Кульденен-Темир, Актюбинская обл., Республика Казахстан, нижний мел, альб. (*Bennettitales*).

Populus jarmolenkoi (Iljinskaja) Iljinskaja, 1976, Тр. Инст. геолог. геофиз. СО АН СССР, 233 : 97. Отпечаток листа, Ашутас, Восточно-Казахстанская обл., Республика Казахстан, нижний миоцен. — *Populus balsamoides* Goepp. var. *jarmolenkoi* Iljinskaja. (*Salicaceae*).

Pseudoprotophyllum jarmolenkoi Samsonov, 1966, Новые данные по верхнемеловой флоре Северо-Востока Средней Азии. М.: 41, табл. 8, 5, «*jarmolenkovii*». Отпечаток листа, Кызылжар, Кзыл-Ординская обл., Республика Казахстан, верхний мел, турон. (*Platanaceae*).

Taxaceoxylon jarmolenkoi Shilk., 1989, Вопр. палеофл. стратигр. Л.: 97, табл. 6, 1—6. Древесина, пос. Рудничный, карьер 2, Кировская обл., Россия, нижний мел, валанжин. (*Taxacaceae*).

Разновидности

Populus balsamoides Goepp. var. *jarmolenkoi* Iljinskaja, 1956, Тр. БИН АН СССР, сер. 8, 1 : 71, табл. 8, 4, табл. 11, табл. 12, табл. 13, 1, 4, табл. 14, табл. 15, 5, рис. 21—23, «*Jarmolenkoi*». Отпечаток листа, Ашутас, Восточно-Казахстанская обл., Республика Казахстан, нижний миоцен. — *Populus jarmolenkoi* (Iljinskaja) Iljinskaja. (*Salicaceae*).

Современные растения

Виды

Astragalus jarmolenkoi Gontsch., 1938, Бот. мат. (Ленинград), 7 : 138, «*Jarmolenkoi*». (*Fabaceae*).

Betula jarmolenkoana Golosk., 1956, Вестник АН Каз. ССР, 2 : 92. (*Betulaceae*).

Colutea jarmolenkoi Shap., 1941, Фл. СССР, 11 : 394, 320, «*Jarmolenkoi*». (*Fabaceae*).

Eremolimon jarmolenkoi Lincz., 1985, Нов. сист. высш. раст. 22 : 203. (*Limoniaceae*).

Lepidium jarmolenkoi R. Vinogr., 1974, Бот. мат. (Ташкент), 19 : 9. (*Brassicaceae*).

Malus jarmolenkoi Poljak., 1948, Тр. Алма-Ат. гос. зап. 7 : 154, «*Jarmolenkoi*». (*Rosaceae*).

Подвиды

Betula saposhnikovii Sukacz. subsp. *jarmolenkoana* (Golosk.) Ovcz. et Czuk., 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 140. — *Betula jarmolenkoana* Golosk. 1956, l. c. (*Betulaceae*).

Разновидности

Malus sieversii (Ledeb.) M. Roem. var. *jarmolenkoi* (Poljak.) Ponomarenko, 1977, Бот. журн. 62, 6 : 827. — *M. jarmolenkoi* Poljak. 1948, l. c. (*Rosaceae*).

Формы

Malus sieversii (Ledeb.) M. Roem. var. *sphaerocarpa* Bykov f. *jarmolenkoi* (Poljak.) Bykov, 1961, Фл. Казахст. 4 : 404. — *M. jarmolenkoi* Poljak. 1948, l. c. (*Rosaceae*).

Библиография научных работ А. В. Ярмоленко[4]

1927. Заметки к систематике некоторых русских видов рода *Ulmus* // Журн. Русск. бот. об-ва. Т. 12. С. 15—20.

1930. *Ulmaceae* — Вязовые // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Вып. IV. (Acta Horti Petropolitani. Т. 43. Вып. 1. С. 75—79).

1931. *Lepidium* L., *Rorippa* Scop., *Syrenia* Andrz. // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Вып. V. (Тр. Бот. сада АН СССР. Т. 43. Вып. 2. С. 379—384; 411—414; 442—443). (Совместно с Ю. Н. Вороновым и Л. А. Смольяниновой).

1932. Новый вид ископаемой древесины с Витимского плоскогорья // Изв. Всесоюз. геол.-развед. объед. Т. LI. Вып. 8. С. 177—181. (Совместно с И. В. Палибиным).

1933. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных // Сов. бот. № 6. С. 46—63.

1934. Значение ископаемых древесин для стратиграфии осадочных пород // Сов. бот. № 2. С. 62—69.

Морфология прорастания некоторых видов рода *Parietaria* L. s. l. в связи с систематикой рода // Сов. бот. № 4. С. 144—148. (Совместно с И. Т. Васильченко).

Об ископаемом актиномицете // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. Т. 2. С. 339—345.

Об ископаемых древесинах с о. Челекена // Тр. Нефтяного геолого-разведочного ин-та. Сер. А. Вып. 48. С. 20—23.

Сем. *Cruciferae* Juss. — Крестоцветные // Сорные растения СССР. Т. 3. С. 24—107. (Совместно с И. Т. Васильченко).

[Реф.] А. Н. Бекетовский. К вопросу о партенокарпии *Salix alba* L., *S. caprea* L., *Populus alba* L., *Ulmus campestris* L. Бот. журн. СССР, 17 IV 1932, стр. 385—400 // Сов. бот. № 5. С. 193.

[Реф.] А. Н. Криштофович, В. Д. Принада. О верхне-триасовой флоре Армении. Тр. Всесоюз. геол.-развед. объед. Вып. 336, 1933, 24 стр. с 3 табл. и англ. резюме // Там же. С. 194—195.

[Реф.] А. Н. Криштофович, В. Д. Принада. О рэто-лейасовой флоре челябинского буро-угольного бассейна восточного Урала. Тр. Всесоюз. геол.-развед. объед., 346, 40 стр. с 5 таблицами и английским резюме // Там же. С. 195.

[Реф.] А. Н. Криштофович, В. Д. Принада. Определитель мезозойской флоры СССР. Горгеонефтиздат, Л.; М., 92 стр. и 52 рис. в тексте // Там же. С. 195—196.

[Реф.] И. В. Палибин. Сарматская флора Восточной Грузии. Сб. «Палеонтология и стратиграфия». 1, 1933. Изд. Всесоюз. геол.-развед. объед. // Там же. С. 193— 194.

[Реф.] В. Д. Принада. Нижнемеловая флора из Латненского района ЦЧО. Сб. Палеонтология и стратиграфия 1, 1933. Изд. Всесоюз. геол.-развед. объед. // Там же. С. 194.

---

[4] Составлена С. Г. Жилиным и С. С. Иконниковым (значительно пополнена и сделаны исправления).

1935. Верхнемеловая флора северо-западного Кара-Тау // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Сер. VIII-b. Ботаника. Вып. 28. Результаты Бетпак-Далинской экспедиции Среднеаз. гос. ун-та. Вып. 14. С. 1—36.

О реставрации палеоклиматов Средней Азии. (По поводу работы Е. П. Коровина «К вопросу о палеоэкологических сменах в Средней Азии». Вопр. экол. и биоценол., 1934, стр. 16—42) // Бот. журн. СССР. Т. 20. № 1. С. 88—94.

Порядок 15. Крапивоцветные — *Urticales* Lindl. // Фл. СССР. Т. V. М.; Л. С. 359—360.

Сем. XLV. Ильмовые — *Ulmaceae* Mirb. // Там же. С. 360—376.

Сем. XLVII. Крапивные — *Urticaceae* Endl. // Там же. С. 384—405.

Сем. XLVI. Тутовые — *Moraceae* Lindl. // Там же. С. 376—384.

1937. Верхнемеловая флора пустыни Бетпак-дала // Ежегодник Всерос. палеонтол. об-ва. Вып. II. С. 174—185.

О нижнемеловых ископаемых древесинах восточного склона Урала // Там же. С. 89.

Сем. *Betulaceae*, *Ulmaceae*, *Urticaceae* // Флора Забайкалья. Вып. 3. М.; Л. С. 224—246.

Сем. *Urticaceae* — Крапивные // Флора Туркмении. Ашхабад. Т. 2. Вып. 1. С. 31—36.

[Рец.] О словаре терминов, употребляемых при описании древесины. По поводу издания Комитетом по номенклатуре Международной ассоциации анатомов древесины «Словаря терминов, употребляемых при описании древесины». Пер. А. А. Яценко-Хмелевского и Л. И. Джапаридзе. Тбилиси. Стр. 60, 31 рис. (литогр. изд.), тир. 150 экз., 1936 г. // Сов. бот. № 3. С. 152—154. (Совместно с С. И. Ваниным, Л. А. Ивановым, В. П. Мальчевским, А. А. Никитиным).

[Рец.] А. Ф. Налетов. Типы строения сердцевинных лучей. «Изучение и испытание древесины» / Под ред. А. Ф. Налетова. МЛИ. М., 1935, стр. 20—33 // Сов. бот. № 3. С. 154—157.

[Рец.] К. К. Серебряков. История растительного мира СССР. Научно-популярный очерк. Л., 1936, стр. 180, 70 рис. в тексте и 8 табл. Ц. 3 р. 40 к., пер. 60 к. // Сов. бот. № 4. С. 134—137.

1938. Палеогеографические условия третичного и четвертичного периодов в свете гипотезы о перемещении полюсов // Сов. бот. № 2. С. 27—29.

[Резюме критического выступления по докладу М. Г. Попова «Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры»] // Там же. С. 41—43.

[Рец.] Н. В. Пименова. Флора третинних пісковиків правобережжя УРСР. Тр. Інст. Геол. АН УССР, в. 12. 1937. 135 // Там же. С. 157—159.

[Рец.] А. И. Пояркова. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. «Флора и сист. высш. раст.». Вып. 1. 1933. С. 225—375 // Сов. бот. № 1. С. 172—176.

1939. Задачи изучения верхнемеловых и третичных растений СССР // Сов. бот. № 3. С. 91—94. (Совместно с И. В. Палибиным).

О лишенных сосудов ископаемых древесинах из мезозоя Союза ССР // Сов. бот. № 6—7. С. 234—245.

1940. О *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer в связи с систематикой третичных и верхнемеловых хвойных // Бот. журн. СССР. Т. 25. № 4—5. С. 349—358.

[Рец.] С. Н. Абраменко. Определитель древесины главнейших пород СССР. Определение и техническая характеристика древесины. Изд. 2. Л., 1935. 180 с. // Сов. бот. № 2. С. 95—97. (Совместно с А. А. Никитиным).

[Рец.] В. Б. Вихров. Альбом микрофотографий древесин хвойных и лиственных пород СССР. Науч.-методич. кабинет Лесотехнич. акад. Л., 1939. 21 с. // Там же. С. 97—98. (Совместно с А. А. Никитиным).

1941. Ископаемые древесины майкопской свиты юго-восточного Закавказья // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. I. Вып. 5. С. 7—34.

К вопросу о разрыве между данными палеоботанической летописи и составом современной флоры // Сов. бот. № 5—6. С. 3—17.

Новый вид рода *Pachypterigium* Bge. // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та Узбек. фил. АН СССР. Ташкент. Вып. 3. С. 32.

Опыт построения системы рода *Parietaria* и родственных ему форм (Матер. к монограф.) // Тр. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л. Сер. 1. Вып. 5. С. 319—330.

Палеогеографические условия третичного и четвертичного периодов в свете гипотезы о перемещении полюсов // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. С. 375—398.

1949. Новый род из семейства ивовых — *Salicaceae* // Бот. матер. Т. 11. С. 67—73.

1951. *Populus* L. — Тополь // Деревья и кустарники СССР. М.; Л. Т. 2. С. 174—217. (Совместно с С. Я. Соколовым и Н. В. Шипчинским).

1956. *Pinaceae* / А. Н. Криштофович и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Л. Сер. VIII. Вып. I. С. 49—51.

Taxodiaceae / А. Н. Криштофович и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Там же. С. 51—59. (Совместно с А. Н. Криштофовичем).

Myricaceae / А. Н. Криштофович и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Там же. С. 77—79.

Betulaceae / А. Н. Криштофович и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Там же. С. 88—98. (Совместно с В. И. Грубовым).

Ulmaceae / А. Н. Криштофович и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане // Там же. С. 106—113. (Совместно с В. И. Грубовым).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 581.252

© В. А. Бажанов,[1] Н. И. Белянина,[1] И. Г. Гвоздева,[1] Т. Б. Горбенко,[1]
Р. С. Климова,[1] Т. И. Петренко,[1] В. А. Сорокина,[1] В. С. Маркевич,[2]
И. Б. Цой,[3] Н. И. Стрельникова[4]

ПАМЯТИ ЕВГЕНИИ ИВАНОВНЫ ЦАРЬКО (1932—2004)

V. A. BAZNANOV, N. I. BELYANINA, I. G. GVOZDEVA, T. B. GORBENKO,
R. S. KLIMOVA, T. I. PETRENKO, V. A. SOROKINA, V. S. MARKEVICH, I. B. TSOY,
N. I. STRELNIKOVA. IN MEMORIAM: EUGENIA IVANOVNA TSAR'KO (1932—2004)

[1] Поисково-съемочная экспедиция ФГУ
[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
[3] Тихоокеанский океанологический институт им. В. И. Ильичева ДВО РАН
[4] Санкт-Петербургский государственный университет
Поступила 30.11.2004

4 сентября 2004 г. после тяжелой продолжительной болезни скончалась Евгения Ивановна Царько — диатомолог-биостратиграф, внесшая большой вклад в изучение диатомовых водорослей Дальнего Востока.

Е. И. Царько родилась 29 июня 1932 г. в г. Новомосковске Тульской обл. Во время войны была эвакуирована на Урал, где училась в школе и жила одна без родителей. В 1952 г. она поступила в Ленинградский горный институт на геолого-разведочный факультет, но из-за бюрократической ошибки начала учиться только с 1953 г. В 1958 г. после окончания института Е. И. приехала в Приморье и начала свою трудовую деятельность в Тетюхинской геологической экспедиции. С 1962 по 2001 г. она работала в Центральной лаборатории Приморского геологического управления (в г. Владивостоке) и прошла трудовой путь от младшего геолога до ведущего специалиста. Сначала Е. И. занималась спорово-пыльцевым анализом, затем ею был освоен метод диатомового анализа. Последний она успешно использовала для стратиграфических и палеографических целей. Первые консультации по изучению диатомовых водорослей Е. И. Царько получила у А. П. Жузе и А. И. Моисеевой. На основе диатомовых комплексов Е. И. разработала стратиграфию неогеновых и четвертичных отложений Юго-Западного Приморья. В этих отложениях ею было установлено более 300 видов пресноводных диатомовых водорослей и описано 6 новых для науки видов. Длительный период Е. И. занималась стратиграфией кайнозойских и четвертичных отложений Центрального Приморья и изучала морские диатомовые водоросли из отложений Японского моря. Ею впервые были обнаружены и описаны морские миоценовые комплексы диатомей из отложений континентального склона Южного Приморья Японского моря.

Е. И. Царько является автором многих печатных статей, однако большая часть ее материалов осталась неопубликованной. Рукописные отчеты хранятся в Приморском территориальном фонде геологической информации ФГУ.

Е. И. была человеком ответственным, очень требовательным и принципиальным в работе. За многолетний плодотворный труд Евгения Ивановна награждена

орденом Трудового Красного Знамени, орденом «Знак Почета», удостоена звания «Ударник XI пятилетки». Она активно участвовала в общественной жизни коллектива и всего Приморского края. Е. И. была мастером спорта по пулевой стрельбе, членом сборной команды края, судьей республиканского значения по стрельбе, тренером-общественником детской спортивной команды. Кроме того, она была любящей, ласковой и нежной матерью и бабушкой.

Память о Евгении Ивановне навсегда останется в наших сердцах.

Список опубликованных работ и отчетов Е. И. Царько

1971. Новые данные о послеледниковой трансгрессии на западном побережье Японского моря // ДАН СССР. Т. 196. № 2. С. 433—436. (Совместно с Т. С. Троицкой, А. М. Коротким, Л. П. Карауловой).

1973. Морской голоцен Приморья // Палинология голоцена и маринопалинология. М.: Наука. С. 137—141. (Совместно с Л. П. Карауловой и А. М. Коротким).

О геологическом строении континентального склона залива Петра Великого (Японское море) // Вопросы геологии дна Японского моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 49—57. (Совместно с Б. И. Васильевым, Ю. Д. Марковым, Т. И. Демидовой).

1975. Голоценовые и верхнеплейстоценовые отложения Уссурийского залива // Геология окраинных морей Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 127—143. (Совместно с Ю. Д. Марковым, Г. А. Евсеевым, Л. П. Карауловой, Т. С. Троицкой, Е. И. Чернобровкиной).

1976. О позднеголоценовой регрессии Японского моря // Рельеф и рыхлые отложения Приморья и Приамурья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 117—131. (Совместно с А. М. Коротким, Т. С. Троицкой, Л. П. Карауловой).

1978. О стратиграфии верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений прибрежной зоны шельфа восточной части залива Петра Великого // Палеонтология и стратиграфия кайнозойских отложений Японского и Филиппинского морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 84—93. (Совместно с А. В. Мечетиным, А. А. Рязанцевым, Л. П. Карауловой, И. Г. Гвоздевой).

1990. Этапы развития флоры диатомовых водорослей и детальная стратиграфия континентального неогена юга Дальнего Востока // Новые данные по стратиграфии Востока Азии и Тихого океана. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 61—78. (Совместно с А. И. Моисеевой).

Список научных отчетов Е. И. Царько

Фонды (место хранения рукописей, Главного управления природных ресурсов по Приморскому краю (Приморское геологическое управление, г. Владивосток)).

1966—1967. Неогеновые и четвертичные диатомовые водоросли западного Приморья.

1968—1969. Комплексы диатомовых водорослей кайнозойских отложений Южного Приморья.

1970—1973. Диатомиты верхнекайнозойских отложений Приморья (отчет по теме «Диатомовые комплексы кайнозойских отложений юго-восточного Приморья»).

1996—1998. Систематизация коллекций и составление каталога диатомовой флоры Приморья. Отчет Центральной лаборатории по теме.

К ст. А. Е. Васильева, с. 1000

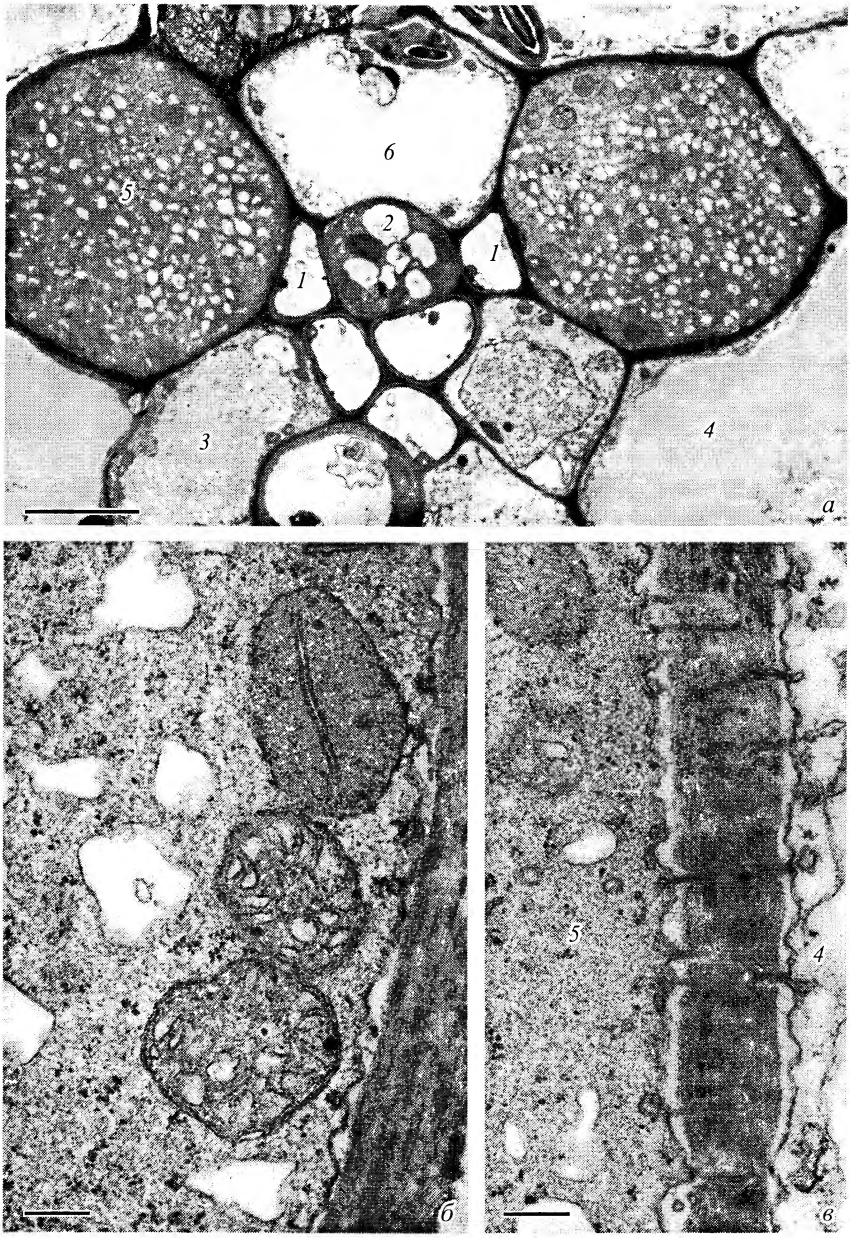


Таблица I. Фрагменты клеток терминальной флоэмы листа *Cucumis sativus*.

а — общий вид; *б* — лейкопласт, митохондрии и вакуолярный ретикулум клетки посредника; *в* — плазмодесменное поле в стенке между посредником и клеткой обкладки. *1* — ситовидная трубка, *2* — спутник, *3* — флоэмная паренхима, *4* — обкладка, *5* — посредник, *6* — ксилемная паренхима. Масштабные линейки, мкм: *а* — 2.5; *б*, *в* — 0.25.

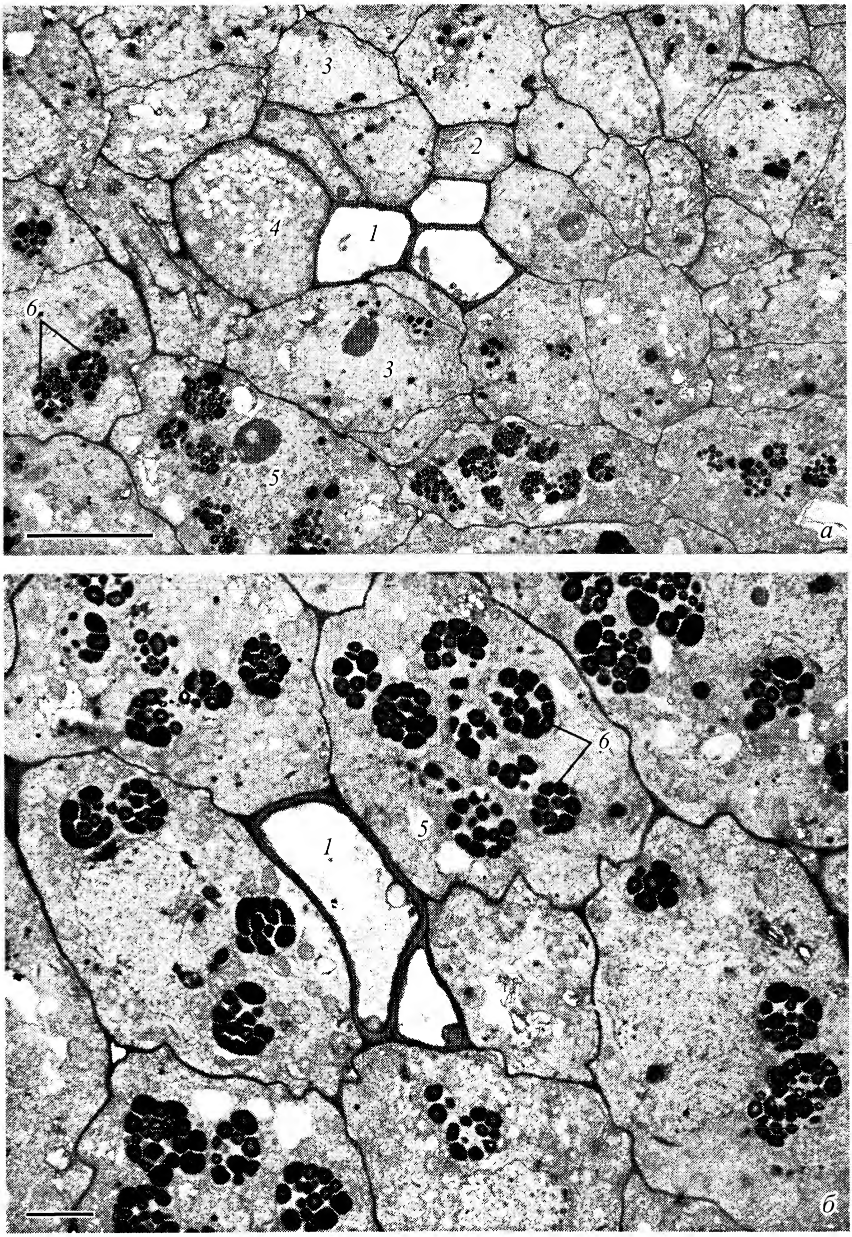


Таблица II. Фрагмент крупного пучка (*а*) и терминальная флоэма (*б*) нектарника *Cucumis sativus*.
1—3 — обозначения те же, что и в табл. I; *4* — посредник, *5* — секреторная клетка, *6* — амилопласты. Масштабные линейки: *а*, *б* — 5 мкм.

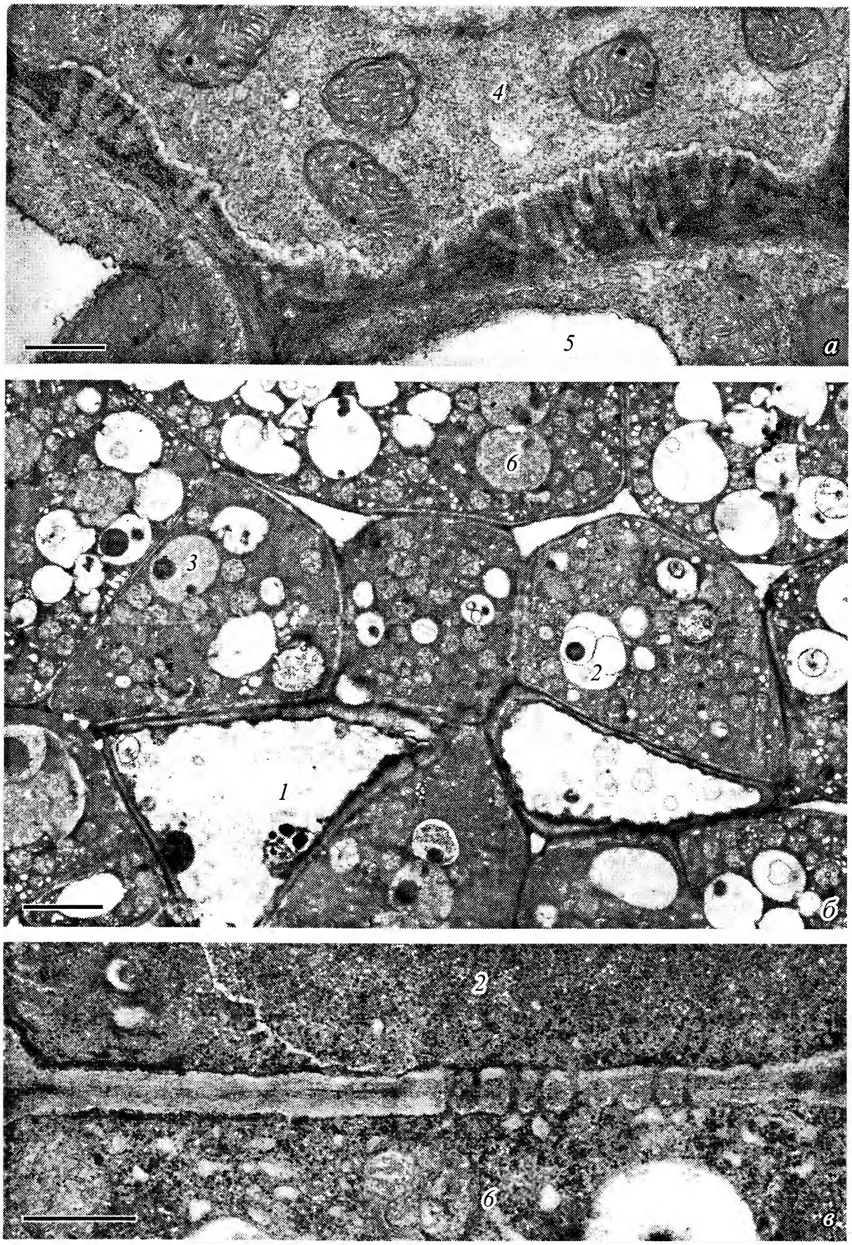


Таблица III. *Lamium album*.

а — плазмодесменные поля в стенке между посредником и обкладкой жилки листа, *б* — терминальная флоэма нектарника, *в* — группа плазмодесм в стенке между спутником и секреторной клеткой нектарника. *1*—*3* — обозначения те же, что и в табл. I; *4* — посредник, *5* — обкладка, *6* — секреторная клетка. Масштабные линейки, мкм: *а*, *в* — 0.5; *б* — 2.5.

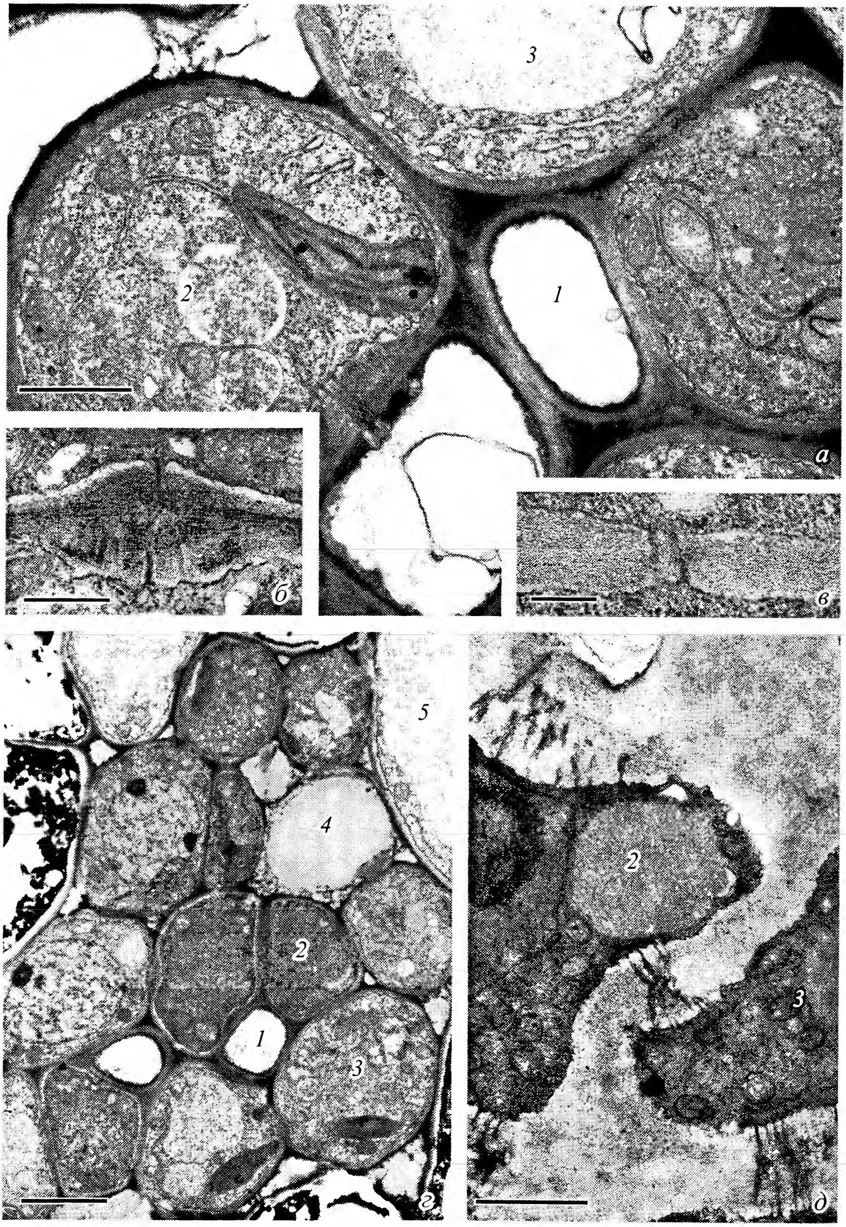


Таблица IV. *Salix caprea* (*а—в*) и *Prunus padus* (*г*, *д*).

а—в — *Salix caprea*: фрагмент мелкой жилки (*а*). плазмодесменное поле в стенке между клеткой-спутником и клеткой флоэмной паренхимы (*б*) и плазмодесмы в стенке между спутником и секреторной клеткой нектарника (*в*). *г*, *д* — *Prunus padus*: мелкая жилка (*г*) и фрагмент пучка нектарника с плазмодесменными полями (*д*). *1—3* — обозначения те же, что и в табл. I; *4* — сосуд, *5* — клетка обкладки. Масштабные линейки, мкм: *а*, *д* — 1; *б* — 0.5; *в* — 0.25; *г* — 2.5.

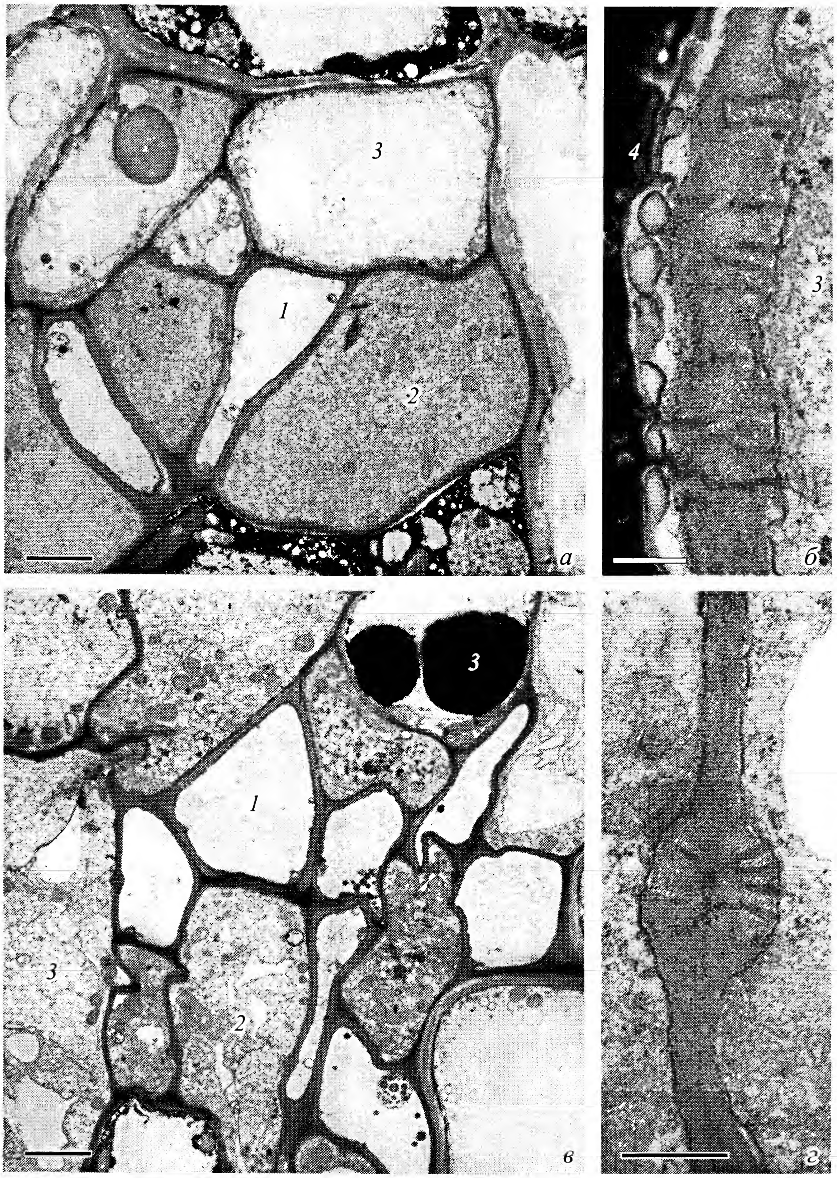


Таблица V. *Nepenthes khasiana*.

а — терминальная флоэма пластинки листа, *б* — плазмодесменное поле в стенке между клеткой флоэмной паренхимы и клеткой обкладки, *в* — терминальная флоэма нектарника крышки кувшина, *г* — плазмодесменное поле в стенке между 2 спутниками. Обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки, мкм: *а*, *в* — 2.5; *б* — 0.25; *г* — 0.5.

К ст. Н. И. Стрельниковой и др., с. 1032

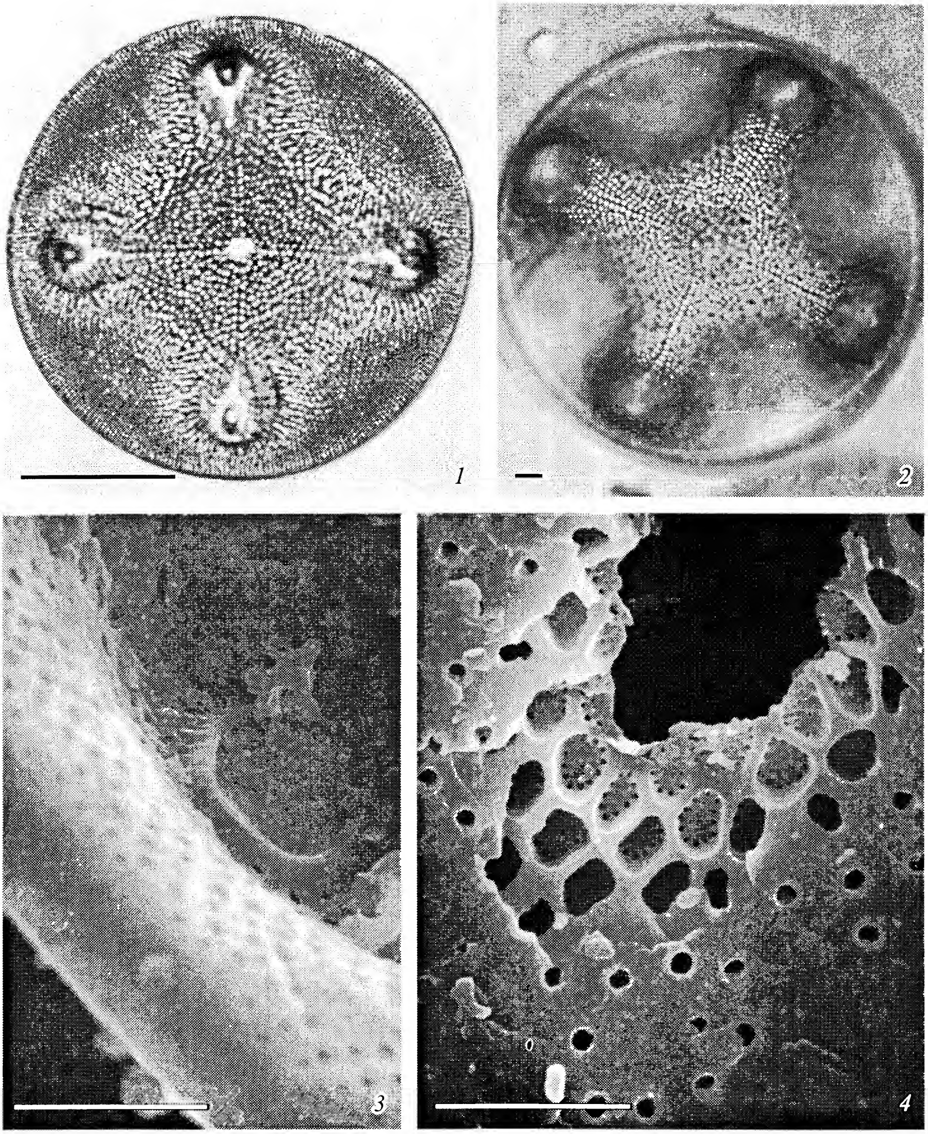
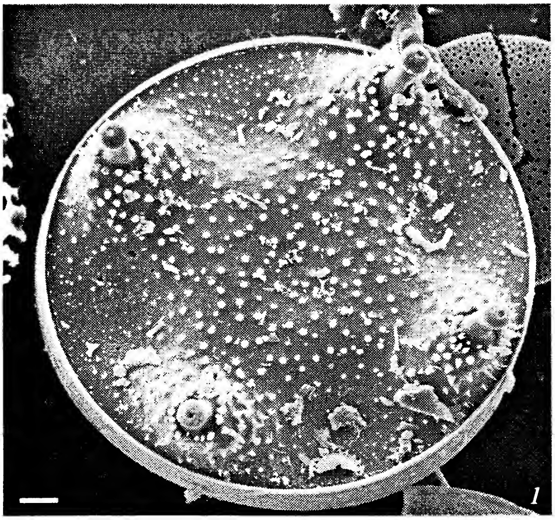
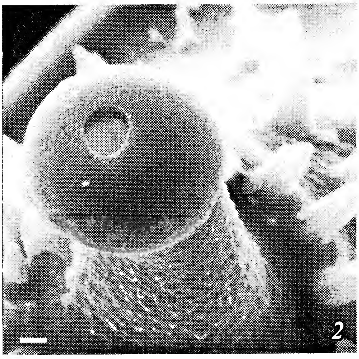
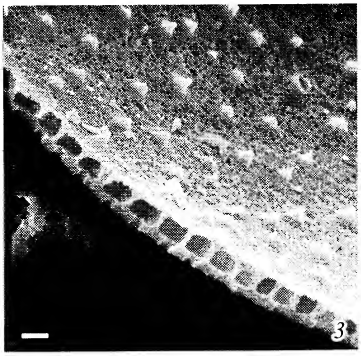


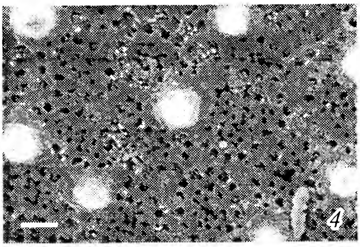
Таблица I.

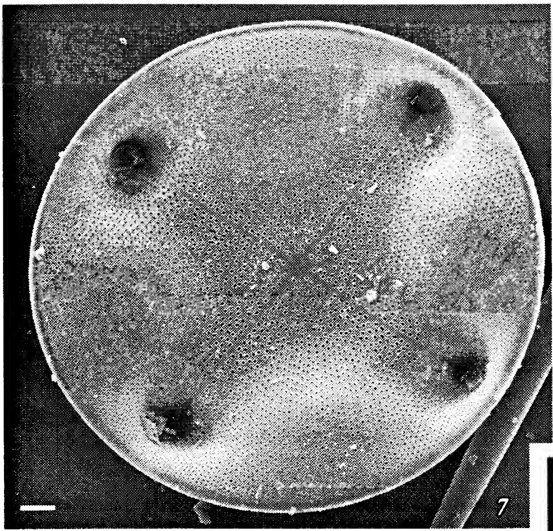
1—4 — *Aulacodiscus hirtus* Barker et Meakin. *1* — голотип. Коллекция British Museum (B. M. 62881. Bark. + Meak Kamischev Russia. Coll. Barker. S. H. Meakin, styrax, Jan. 1946): *2* — общий вид; *3—4* — внутренняя поверхность створки: *3* — подковообразная щель двугубого выроста; *4* — разломанная часть створки, видна форма локул, наружный крибрум и форамены. Река Эмба, месторождение диатомитов «Киргизское», Казахстан. *1*, *2* — СМ, *3*, *4* — СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1* — 50; *2* — 10; *3*, *4* — 6.

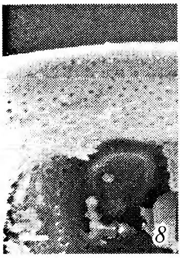


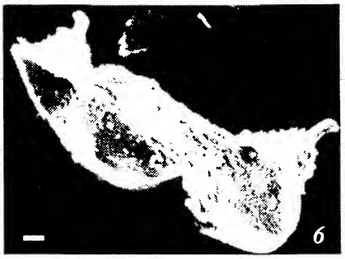












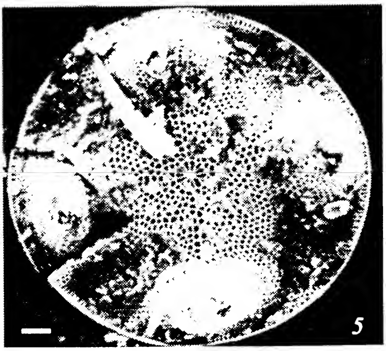


Таблица II.

1—7 — *Aulacodiscus hirtus* Barker et Meakin. *1—6* — наружная поверхность створки: *1* — общий вид: *2* — наружное грибовидное отверстие двугубого выроста и шипы; *3* — скол створки, прямоугольная форма локул. наружный велум и форамены на внутренней поверхности створки; *4* — наружный крибрум и шипы: *5* — створки с разрушенным наружным слоем, видна розетка из удлиненных ареол в центре и округло-угловатая форма локул ареол: *6* — конусовидные выпуклины и наружные трубки двугубых выростов на них, вид сбоку; *7*. *8* — внутренняя поверхность створки: *7* — общий вид, гиалиновые лучи, отходящие от центра створки к выростам: *8* — подковообразная щель двугубого выроста, ориентированная параллельно радиусу створки. Река Эмба, месторождение диатомитов «Киргизское», Казахстан. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5*, *6*, *7* — 10; *3*, *8* — 2; *2*, *4* — 1.

К ст. К. Л. Виноградовой, с. 1047

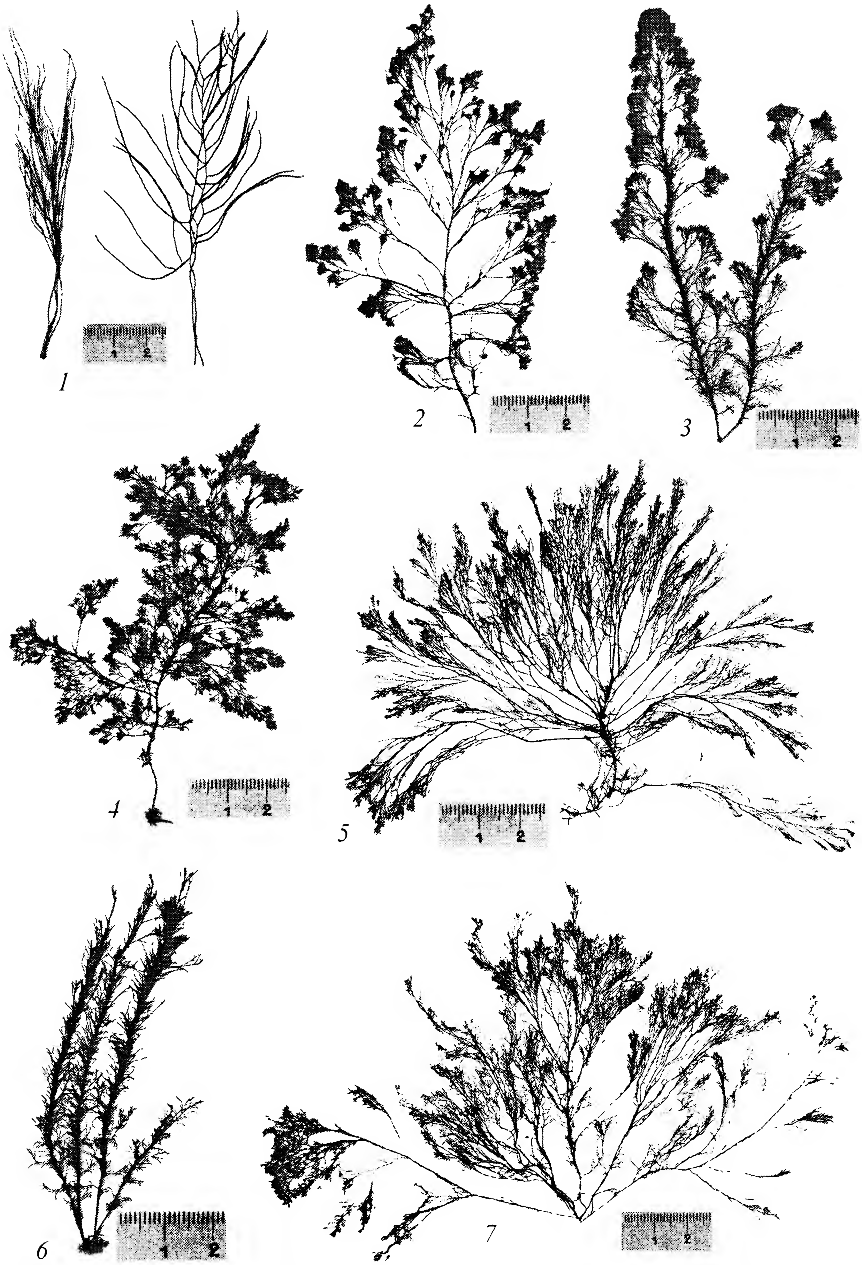


Таблица I. Внешний вид слоевища *Rhodomela sibirica* (*1*) и *Rhodomela confervoides* (*2—7*).

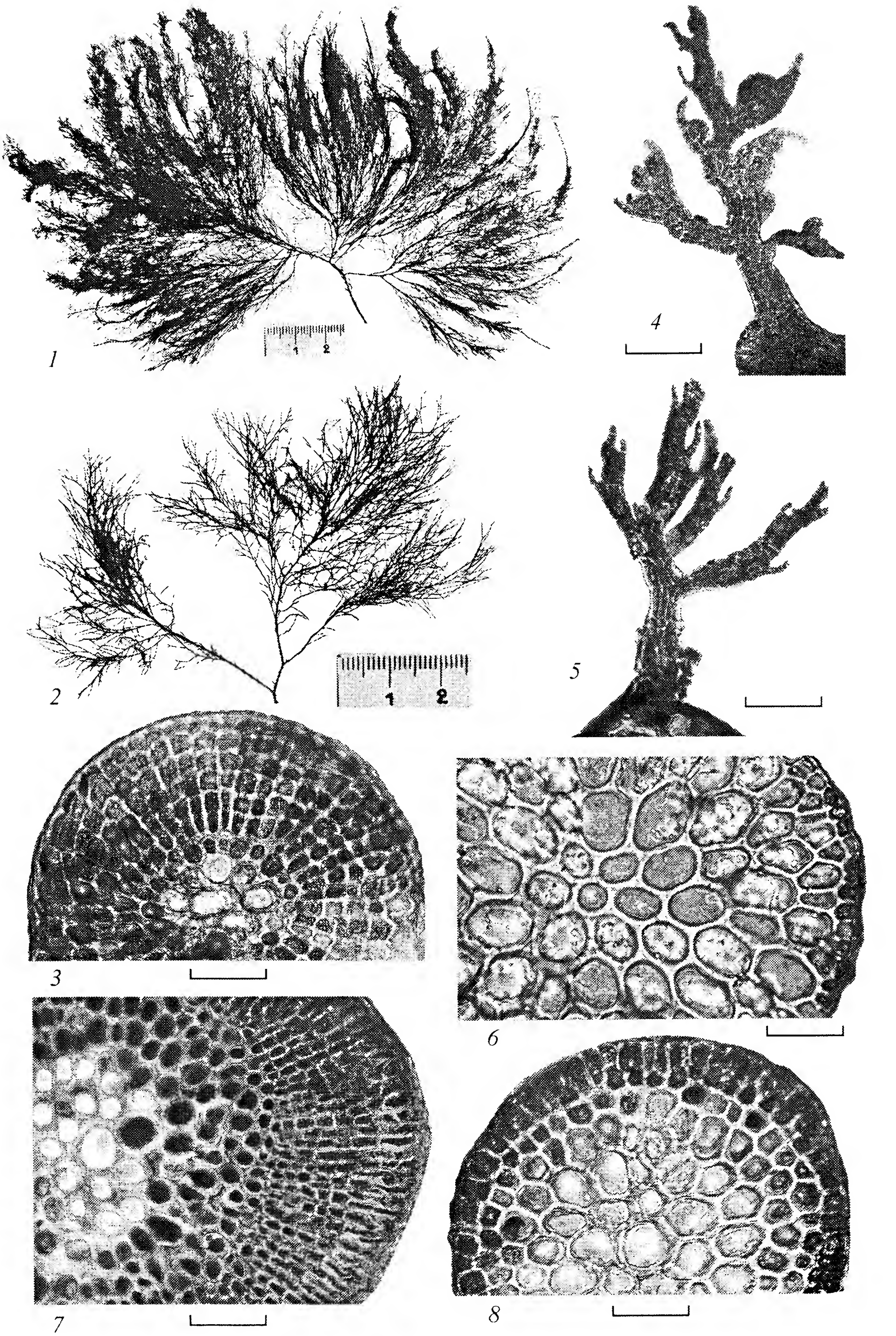


Таблица II. *Rhodomela tenuissima*.

1, 2 — внешний вид слоевища; *3* — поперечный срез через основную ветвь; *R. sibirica*: *4* — веточка с незрелыми цистокарпами, *5* — веточка с тетраспорангиями, *6* — поперечный срез через основную ветвь; *R. confervoides*: поперечный срез через ветви с однослойной (*8*) и многослойной (*7*) корой. Масштабные линейки, мкм: *3, 6—8* — 70; *4, 5* — 120.

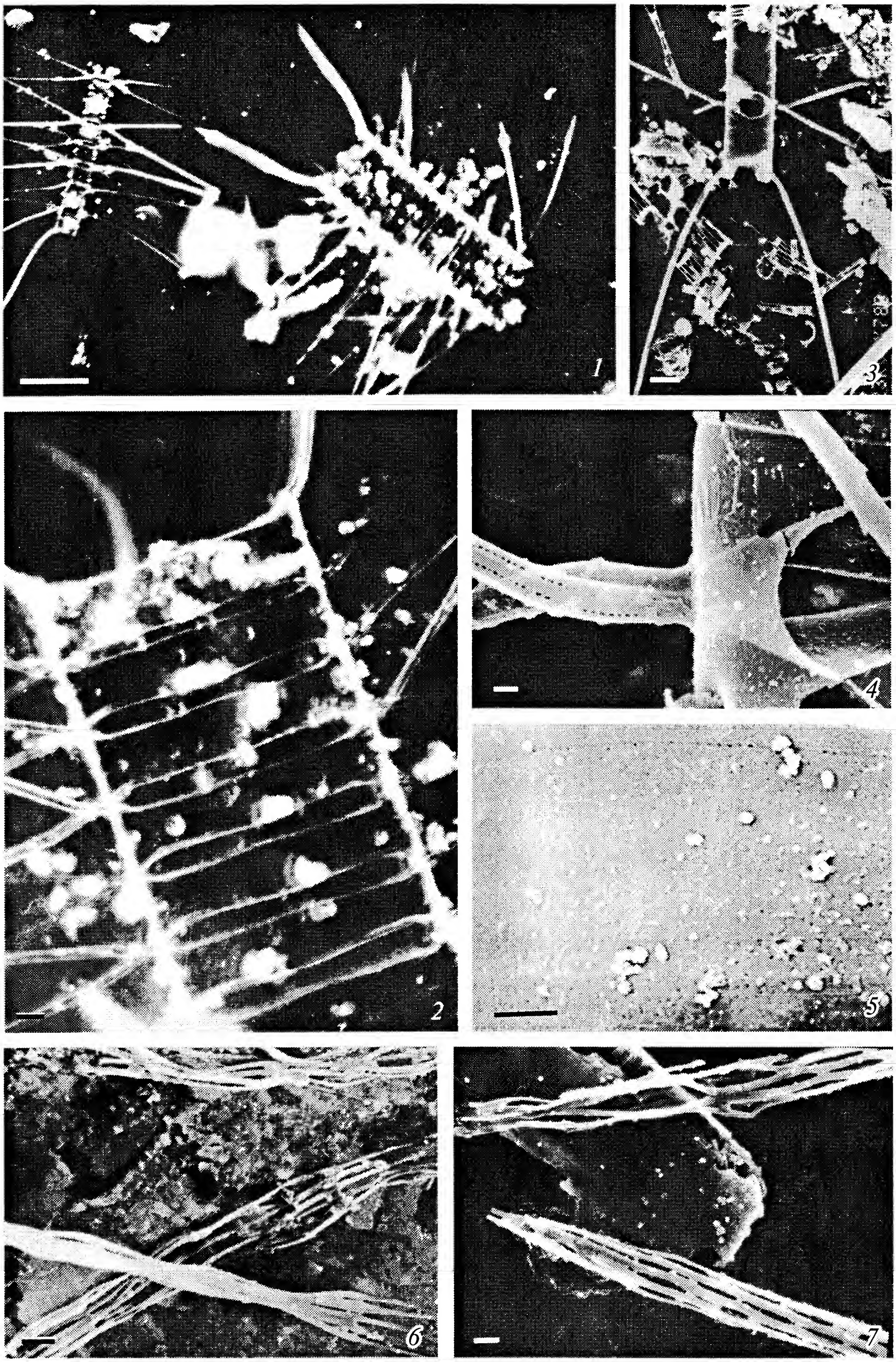


Таблица I. *Chaetoceros decipiens* f. *decipiens*.

1, *2* — цепочки, окна щелевидные или округло-6-угольные, направление щетинок; *3* — часть цепочки: форма полуоткрытого окна, «крыловидные образования» по углам конечной створки, слегка изогнутая граница между загибом створки и пояском, направление конечных щетинок; *4* — соединение щетинок, одиночные продольные ряды пор в проксимальной части щетинки; *5* — тонкая структура пояска: продольные и поперечные ряды редких пор; *6*, *7* — начальный и средний этапы формирования «молодых» щетинок. *1*, *2* — СМ, *3*—*7* — СЭМ. Масштабные линейки. мкм: *1* — 100; *2*, *3* — 10; *4*—*7* — 1.

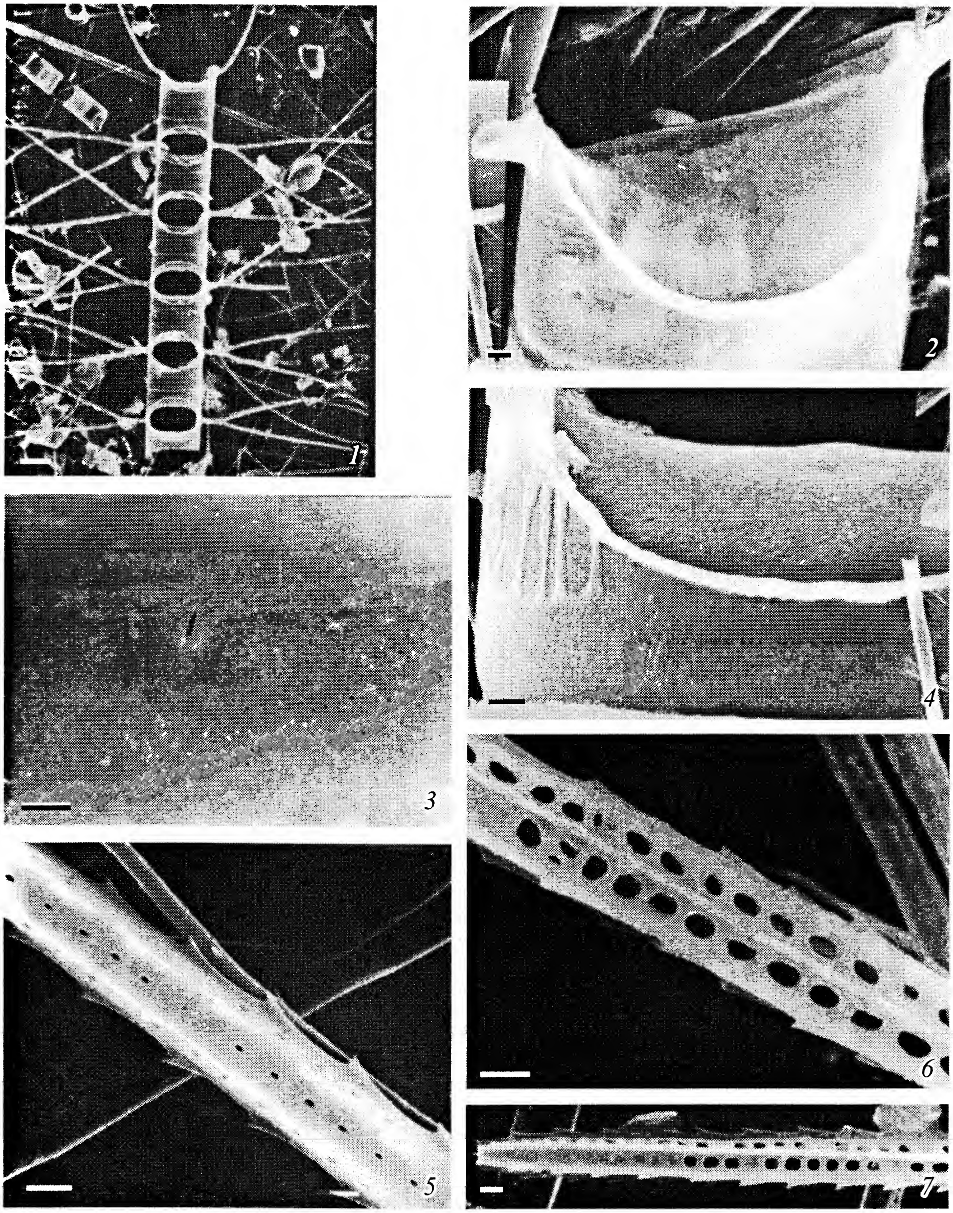


Таблица II. *Chaetoceros decipiens* f. *macroporica* f. nov.

1 — цепочка, окна широкоэллиптические или округло-прямоугольные, конечные щетинки под углом 15—20° к оси цепочки, промежуточные перпендикулярны оси цепочки или под углом 60—80° к ней; *2* — конечная створка, в центре небольшой аннулюс и щелевидное отверстие центрального выроста; *3* — центральный вырост с истинно двугубой структурой: щелевидное отверстие, окруженное 2 губами; *4* — часть створки, на лицевой части многочисленные мелкие поры, по краю гиалиновый гребень, на загибе створки вертикальные ряды мелких пор; *5*—*7* — часть щетинки, на гранях по 1 ряду пор: *5* — конечной в средней части, поры мелкие; *6* — промежуточной в средней части. поры очень крупные, *7* — кончик промежуточной щетинки, поры крупные. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1* — 10; *2*—*7* — 1.

К с. 1064

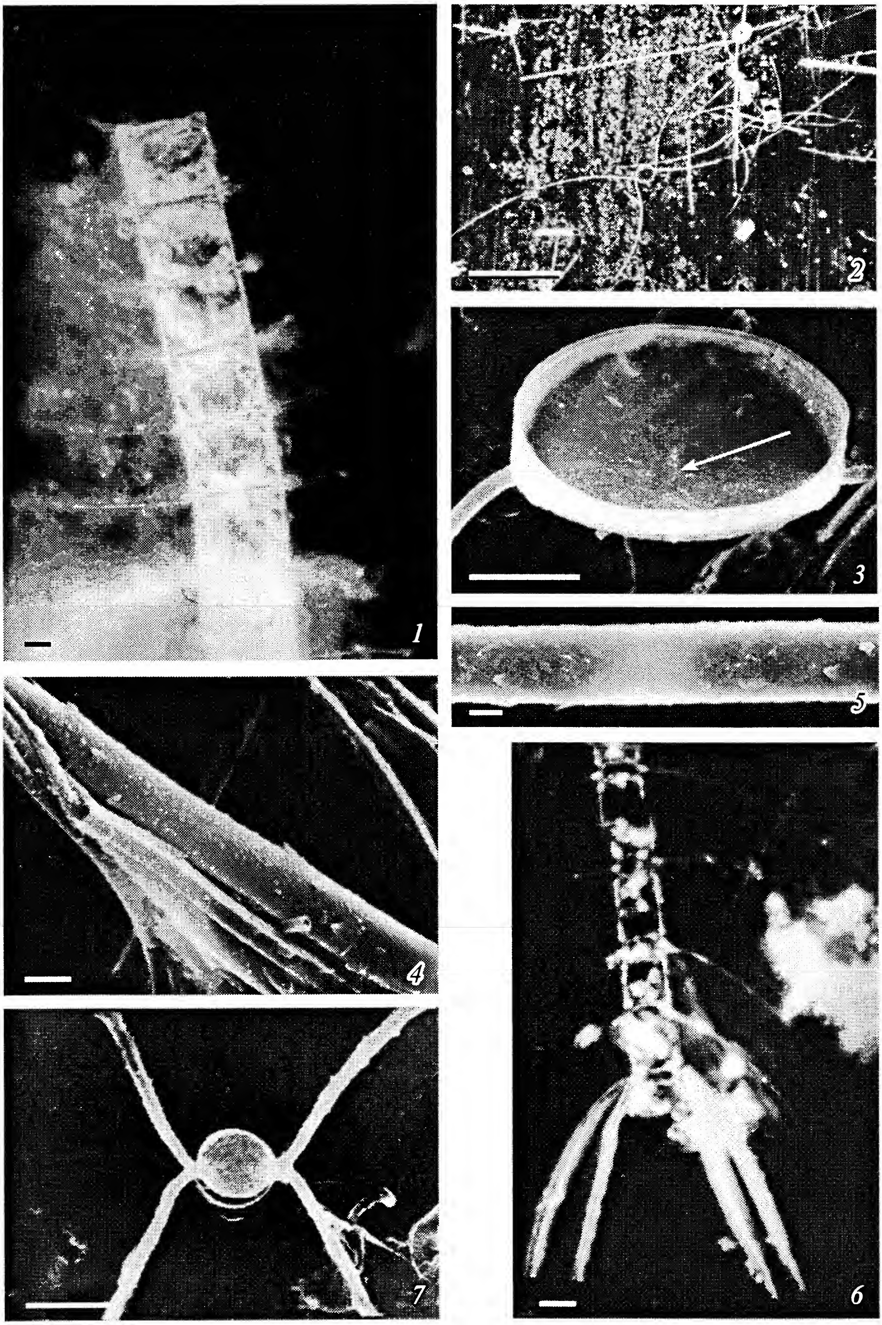


Таблица III. *Chaetoceros teres* (*1—5*) и *C. compressus* (*6*, *7*).

1 — часть цепочки, направление промежуточных и конечных щетинок, окна щелевидные, в полости клеток многочисленные округлые хлоропласты; *2* — створка с внутренней поверхности, округлая, щетинки параллельны апикальной оси; *3* — конечная створка с внутренней поверхности, в центре аннулюса (стрелка) длинное щелевидное отверстие центрального выроста, радиальная структура ребер; *4*, *5* — щетинки в средней части, со спирально расположенными продольными рядами мелких пор и шипиками: *4* — конечная, *5* — промежуточная; *6* — часть цепочки с обычными и специализированными промежуточными щетинками, более толстыми и окремненными; *7* — смежные створки с внутренней поверхности, округлые, соединение специализированных промежуточных щетинок, толстых, грубых, сильно окремненных. *1*, *6* — СМ, *2—5*, *7* — СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*, *6*, *7* — 10; *2* — 100; *4*, *5* — 1.

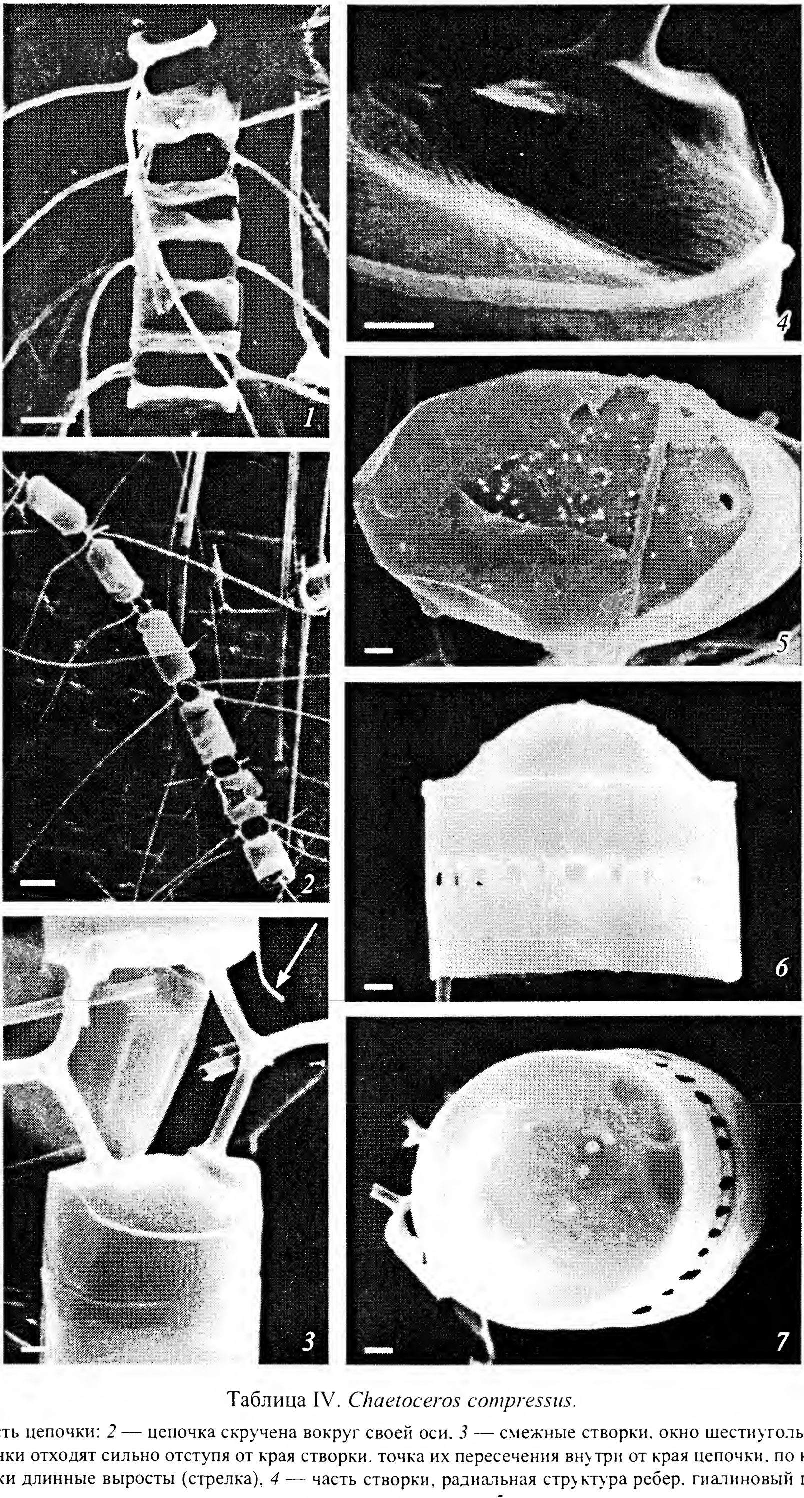


Таблица IV. *Chaetoceros compressus.*

1, *2* — часть цепочки: *2* — цепочка скручена вокруг своей оси, *3* — смежные створки, окно шестиугольное, высокое, щетинки отходят сильно отступя от края створки, точка их пересечения внутри от края цепочки, по краю верхней створки длинные выросты (стрелка), *4* — часть створки, радиальная структура ребер, гиалиновый гребень по краю створки, пристворочная часть щетинки крупная, приподнятая; *5* — конечная створка эллиптическая, радиальная структура ребер, щелевидное отверстие центрального выроста, мелкие выросты по всей поверхности створки, *6*, *7* — покоящиеся споры с остатками пояска материнской клетки и рядом крупных отверстий на нем: *6* — первичная створка сильно выпуклая, с мелкими редкими гранулами (выростами), ободок по краю створки, *7* — спора округлая, с крупной выпуклостью в центре и 8 мелкими выростами на ней. СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 10; *3*—*7* — 1.

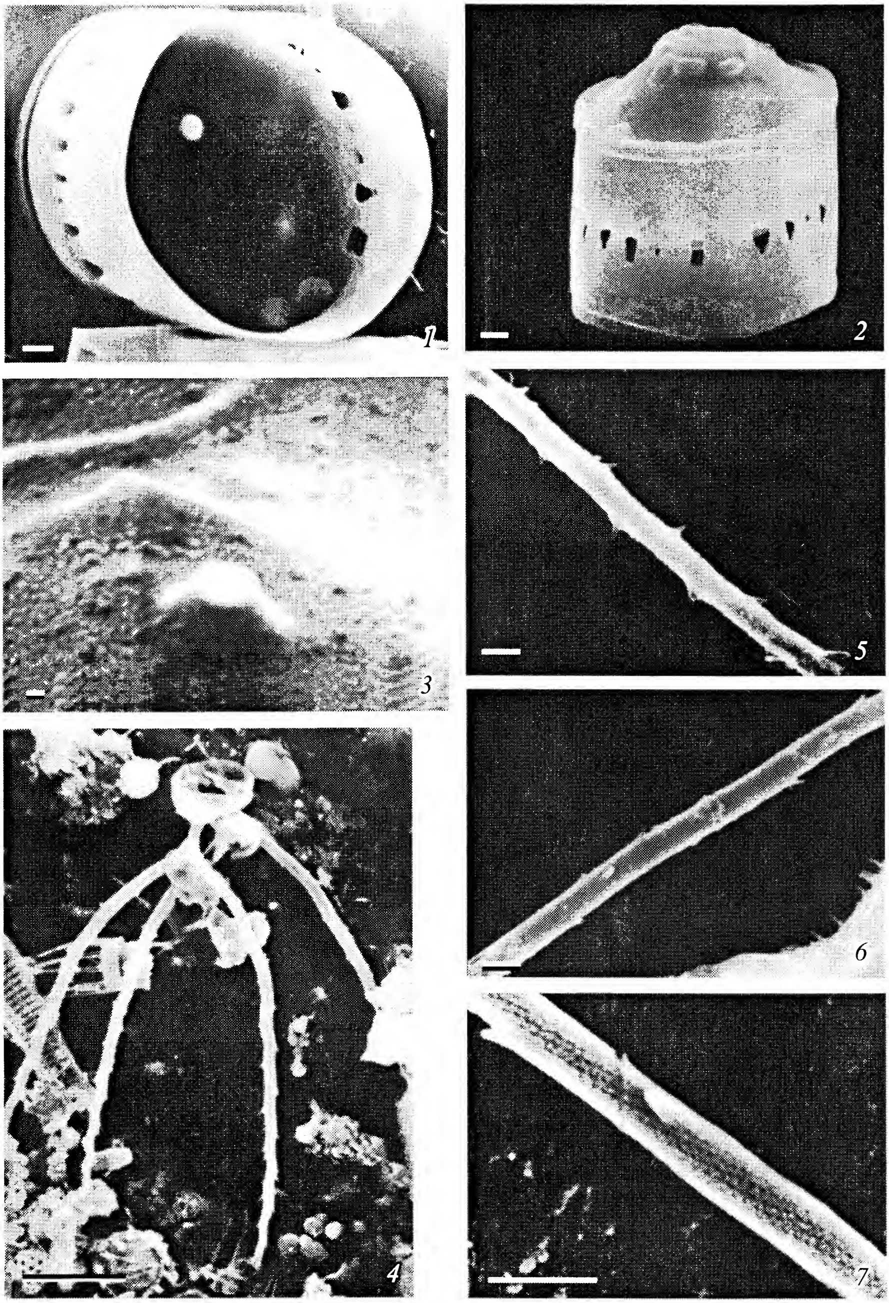


Таблица V. *Chaetoceros compressus.*

1—3 — покоящиеся споры: *1* — вторичная створка с одиночным крупным выростом, *2* — первичная створка сильно выпуклая в центре, с крупными гранулами, ободок по краю створки, *3* — часть первичной створки, вырост с отверстием на конце; *4* — смежные створки со специализированными промежуточными щетинками; *5—7* — щетинки в средней части: *5* — специализированная промежуточная, с длинными острыми шипиками, расположенными по спирали и почти перпендикулярными поверхности щетинки, *6*, *7* — обычные промежуточные с редкими короткими шипиками (*7* — продольные слегка закрученные ряды пор). СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *5—7* — 1: *4* — 10.

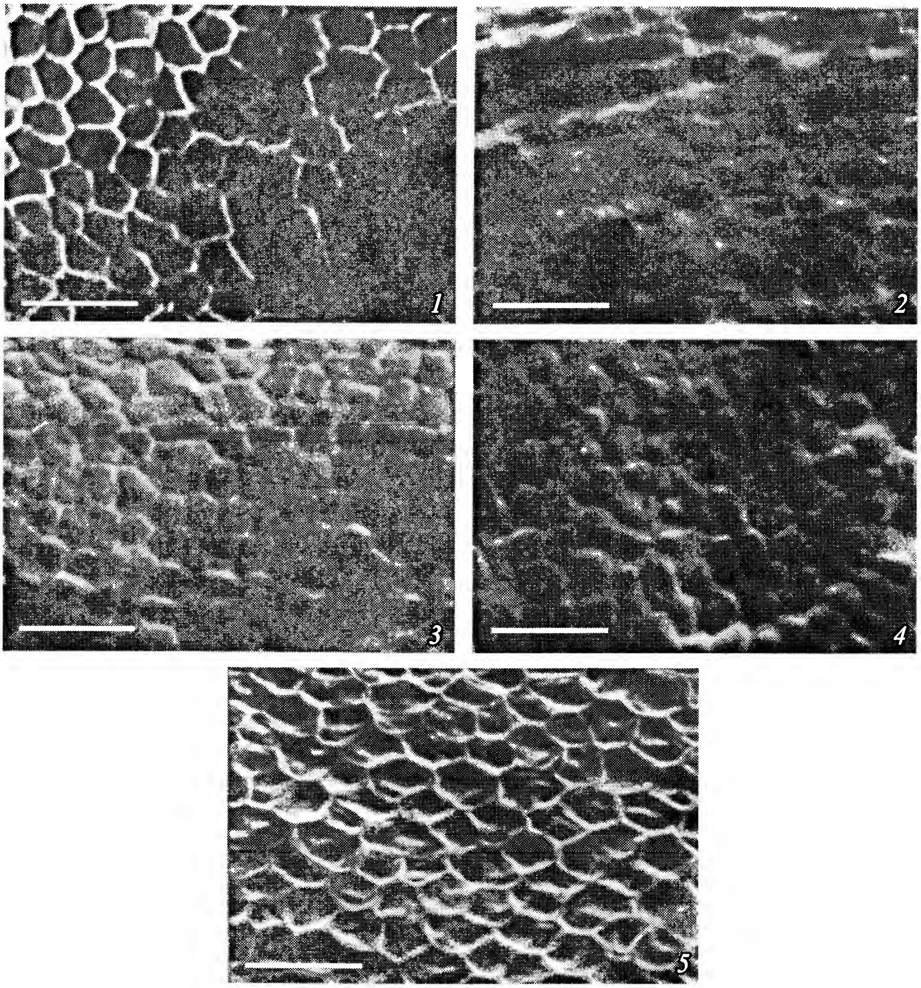


Таблица I. Ультраскульптура поверхности семян видов рода *Linum*.

1 — Linum perenne, *2 — L. austriacum*, *3 — L. squamulosum*, *4 — L. marschallianum*, *5 — L. komarovii* subsp. *boreale*.
Масштабная линейка — 100 мкм.

К с. 1080

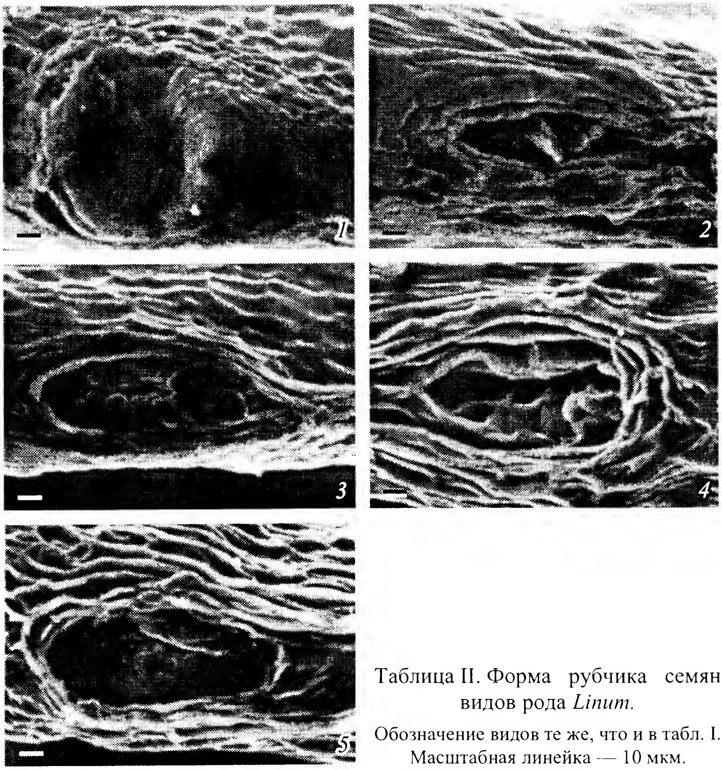


Таблица II. Форма рубчика семян видов рода *Linum.*

Обозначение видов те же, что и в табл. I. Масштабная линейка — 10 мкм.

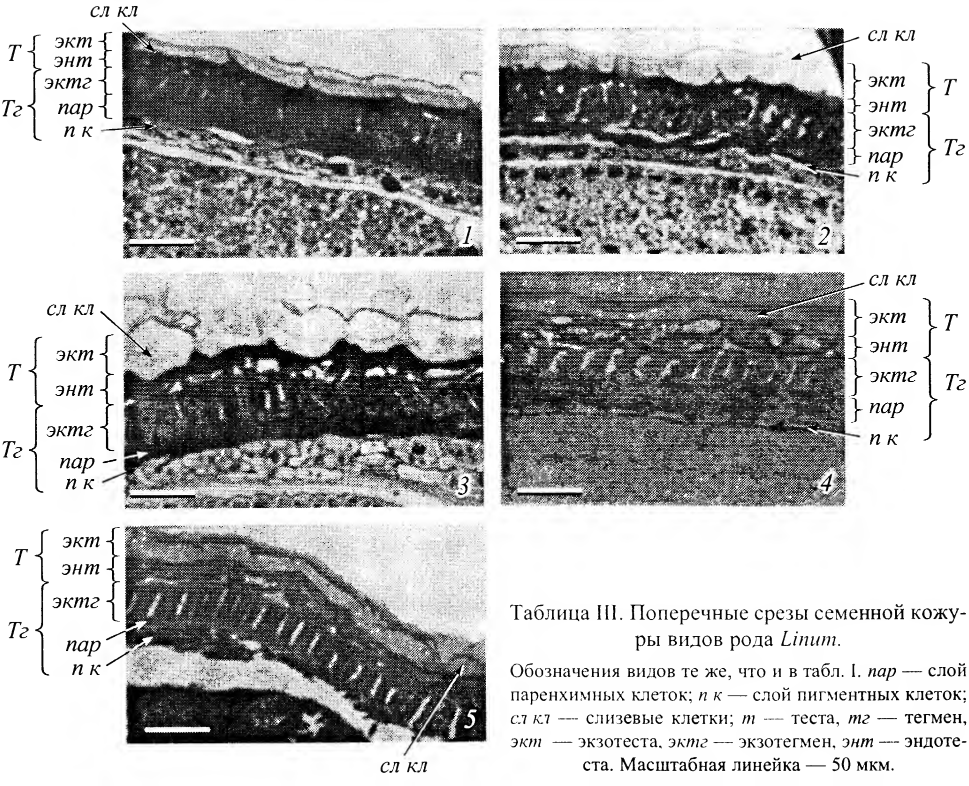


Таблица III. Поперечные срезы семенной кожуры видов рода *Linum.*

Обозначения видов те же, что и в табл. I. *пар* — слой паренхимных клеток; *п к* — слой пигментных клеток; *сл кл* — слизевые клетки; *т* — теста, *тг* — тегмен, *экт* — экзотеста, *эктг* — экзотегмен, *энт* — эндотеста. Масштабная линейка — 50 мкм.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 7)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Стр.

Euphrasia L. subgen. Euphrasia sect. Euphrasia subsect. Brevipilae (Pugsley) Gussarova **comb. et stat. nov.** 1092
Euphrasia L. subgen. *Euphrasia* sect. *Euphrasia* **subsect. Jaeschkeanae** Gussarova **subsect. nov.** 1099
Euphrasia L. subgen. Euphrasia sect. Euphrasia subsect. Nemorosae (Pugsley) Gussarova **comb. et stat. nov.** 1100
Euphrasia L. subgen. *Euphrasia* sect. *Euphrasia* **subsect. Molles** Gussarova **subsect. nov.** 1102
Euphrasia L. subgen. **Euphrasia** sect. **Euphrasia subsect. Latifolia** (Pugsley) Gussarova **comb. et stat. nov.** 1103
Euphrasia L. subgen. Euphrasia sect. Euphrasia subsect. Alpinae (Rothm.) Gussarova **comb. et stat. nov.** 1105
Euphrasia L. subgen. Euphrasia sect. Euphrasia subsect. Petiolares (Pugsley) Gussarova **comb. et stat. nov.** 1105
Euphrasia wettsteinii Gussarova **sp. nov.** 1103
Elaeosticta ramosissima Kljuykov **sp. nov.** 1073

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 7)

Page

Kamelin R. V. The geography and the phytocoenology of *Ulmus macrocarpa* (*Ulmaceae*) 969

Vassilyev A. E. Comparative analysis of vascular system structure in nectaries and minor leaf veins. 2. «Symplasmic» species 999

Sazonova T. A., Kaibiyainen L. K., Kolosova S. V. Diagnostics of water regime of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 1012

COMMUNICATIONS

Loseva E. I., Stenina A. S. Comments to the article by H. Lange-Bertalot, S. I. Genkal, N. V. Vekhov «Addition to flora of freshwater *Bacillariophyta* of the Russian Arctic» 1023

Strelnikova N. I., Fourtanier E., Kociolek J. P. New data on the morphology of *Aulacodiscus hirtus* (*Bacillariophyta*) 1032

Olonova M. V. On the variability of the main characters of Siberian xeromorphic species of *Poa* section *Stenopoa* (*Poaceae*) 1034

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Vinogradova K. L. The genus *Rhodomela* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*) in the flora of northern seas of Russia 1046

Gogorev R. M. The taxonomic review of the genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) of the White Sea. 3. Subgenus *Hyalochaete*, sections *Dicladia*, *Cylindrica* and *Compressa* 1057

Kljuykov E. V. A new species of the genus *Elaeosticta* (*Umbelliferae*) from Iran 1073

Svetlova A. A. Systematics of the genus *Linum* species of the section *Adenolinum* (*Linaceae*) in the flora of East Europe 1076

Gussarova G. L. The check-list of *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*) of Russia and adjacent states 1087

FLORISTIC RECORDS

Ishbirdin A. R., Sujundukov I. V., Ishmuratova M. M., Iljina I. V. New localities of some rare species of the flora of Bashkortostan Republic 1116

Ebel A. L. Additions to the flora of Tomsk region 1120

CHROMOSOME NUMBERS

Lomonosova M. N., Krasnikova S. A., Krasnikov A. A., Sukhorukov A. P., Bananova V. A., Pavlova N. S. Chromosome numbers of *Chenopodiaceae* species from Russia and Kazakhstan 1132

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Zhilin S. G., Ikonnikov S. S., Jarmolenko A. D. Alexander Viktorovich Jarmolenko (to the century of the birth) 1135

OBITUARIES

Bazhanov V. A., Belyanina N. I., Gvozdeva I. G., Gorbenko T. B., Klimova R. S., Petrenko T. I., Sorokina V. A., Markevich V. S., Tsoy I. B., Strelnikova N. I. In memoriam: Eugenia Ivanovna Tsar'ko (1932—2004) 1146

Index of new plant names 1149

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 7)

Стр.

Камелин Р. В. География и фитоценология *Ulmus macrocarpa* (*Ulmaceae*) 969

Васильев А. Е. Сравнительный анализ структуры проводящей системы нектарников и мелких жилок листьев. 2. «Симплазматические» виды 999

Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К., Колосова С. В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 1012

СООБЩЕНИЯ

Лосева Э. И., Стенина А. С. Замечания к статье: Х. Ланге-Берталот, С. И. Генкал, Н. В. Вехов «Дополнения к флоре пресноводных *Bacillariophyta* российской Арктики» 1023

Стрельникова Н. И., Фортанье Е., Коциолек Д. П. Новые данные о морфологии *Aulacodiscus hirtus* (*Bacillariophyta*) 1032

Олонова М. В. О варьировании основных признаков у сибирских ксероморфных видов *Poa* секции *Stenopoa* (*Poaceae*) 1034

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Виноградова К. Л. Род *Rhodomela* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*) во флоре северных морей России 1046

Гогорев Р. М. Таксономический обзор рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) Белого моря. 3. Подрод *Hyalochaete*, секции *Dicladia*, *Cylindrica* и *Compressa* 1057

Клюйков Е. В. Новый вид рода *Elaeosticta* (*Umbelliferae*) из Ирана 1073

Светлова А. А. Систематика видов секции *Adenolinum* рода *Linum* (*Linaceae*) флоры Восточной Европы 1076

Гусарова Г. Л. Конспект рода *Euphrasia* (*Scrophulariaceae*) России и сопредельных государств 1087

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Ишбирдин А. Р., Суюндуков И. В., Ишмуратова М. М., Ильина И. В. Новые местонахождения редких видов флоры Республики Башкортостан 1116

Эбель А. Л. Дополнения к флоре Томской области 1120

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

Ломоносова М. Н., Красникова С. А., Красников А. А., Сухоруков А. П., Бананова В. А., Павлова Н. С. Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* из России и Казахстана 1132

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Жилин С. Г., Иконников С. С., Ярмоленко А. Д. Александр Викторович Ярмоленко (к столетию со дня рождения) 1135

ПОТЕРИ НАУКИ

Бажанов В. А., Белянина Н. И., Гвоздева И. Г., Горбенко Т. Б., Климова Р. С., Петренко Т. И., Сорокина В. А., Маркевич В. С., Цой И. Б., Стрельникова Н. И. Памяти Евгении Ивановны Царько (1932—2004) 1146

Указатель новых названий растений 1149

К сведению читателей!

5—9 сентября 2005 г. состоится Международная конференция «**Экосистемы Монголии и приграничных регионов сопредельных стран: природные ресурсы, биоразнообразие и экологические перспективы**».

Информация по адресу:
Russian Academy of Science
Joint Russian-Mongolian complex biological expedition. Russian part.
Laboratory of arid lands ecology
A. N. Severtsow's Institute of ecology and evolution, RAS
Russian-Mongolian complex biological expedition RAS and MAS
E-mail: pgunin@online.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 7. 969—1152.